

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS
Departamento de Paleontología



TESIS DOCTORAL

**Estudio de los corales rugosos solitarios y sin disepimentos
del carbonífero de Ossa Morena septentrional**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

Santiago Falces Delgado

DIRECTOR:

Sergi Rodríguez

Madrid, 2018

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS, DEPARTAMENTO DE PALEONTOLOGÍA

**“ESTUDIO DE LOS CORALES RUGOSOS
SOLITARIOS Y SIN DISEPIMENTOS DEL
CARBONÍFERO DE OSSA MORENA
SEPTENTRIONAL”**

Santiago Falces Delgado
1998



5308179123

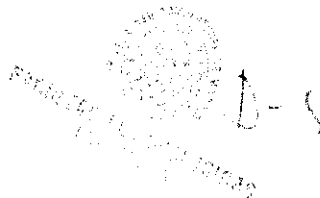
BIBLIOTECA U.C.M.

T
1.002

SERGIO RODRÍGUEZ GARCÍA, Profesor Titular de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid, CERTIFICA que ha leído y revisado el trabajo de investigación titulado "Estudio de los corales rugosos solitarios y sin disepimientos del Carbonífero de Ossa Morena Septentrional", realizado por Dº Santiago Falces Delgado y autoriza a su presentación para optar al grado de doctor.

Firmado: Sergio Rodríguez García.

R 10.388



**Esta Tesis Doctoral está
dedicada a la memoria de Bill Sando,
porque quisiera de algún modo con
este trabajo paliar su desesperanza
respecto al futuro de los estudios
sobre corales paleozoicos.**

Índice

I.- Introducción y Objetivos	1
II.- Marco Geológico	3
A) Introducción general	3
B) Encuadre geológico de Ossa-Morena	4
B-1) Introducción	4
B-2) Breve descripción estratigráfica y estructural de la región	5
B-2-1) Dominio de Evora-Aracena	5
B-2-2) Dominio de Monesterio-Alanís-Córdoba	5
B-2-3) Dominio de Sierra Albarrana	6
B-2-4) Dominio de Valencia de las Torres-Cerro Muriano	6
B-2-5) Dominio de Obejo-Valsequillo- Puebla de la Reina	8
B-3) Conclusiones	8
C) Geología de la cuenca de los Santos de Maimona	10
C-1) Introducción	10
C-2) Antecedentes de la cuenca	10
C-3) Ubicación y aspectos generales	13
C-4) Descripción de las unidades y su correlación entre las zonas sureste y noroeste.	
Interpretación de los medios de sedimentación.	13
C-4-1) Unidad cero	13
C-4-2) Unidad uno	14
C-4-3) Unidad dos	16
C-4-4) Unidad tres-cuatro	16
C-4-5) Unidad cinco	19
C-4-6) Unidad seis	19
C-4-7) Unidad siete	21
C-5) Algunos detalles sobre la estructura de la cuenca	21
D) Geología de la cuenca de Guadiato	23
D-1) Introducción	23
D-2) Antecedentes de la cuenca	23
D-3) Descripción de la zona estudiada	27
D-3-1) Introducción	27
D-3-2) Ubicación	28
D-3-3) Las bandas meridional y septentrional	29
D-3-4) La banda central	30
D-3-5) Breve descripción estratigráfica de la Sierra de la Estrella	31
D-3-6) Breve descripción del afloramiento del Couce	31
III.- Técnicas de estudio del material fósil	33
A) Introducción	33
B) Primera fase: muestreo y registro de los ejemplares	33
C) Metodología para la observación de la ontogenia y su variabilidad	35
D) Metodología para la observación microestructural	40
E) Métodos gráficos utilizados	42
F) Breve historia sobre cómo se ha realizado esta Tesis	43
IV.- Justificación de la microestructura	46
A) Introducción	46
B) Diferencias principales entre microelementos paleozoicos y post-paleozoicos	46
B-1) Introducción	46
B-2) Métodos de observación	46
B-3) Diferencias composicionales	50
B-4) Caracterización textural. Diferencias	52
C) Análisis de la bibliografía. Argumentos que han mediado en la cuestión del origen	56
C-1) Establecimiento de la discusión entre "lamela" y "lamelar"	56

C-2) Importancia de la textura en zig-zag respecto a la discusión sobre el tejido lamelar.....	59
D) Otras argumentaciones	62
D-1) Argumentos basados en la variabilidad microestructural	62
D-2) Relaciones entre micro y macro-escala	62
D-3) Relaciones de la microestructura lamelar con otros tipos de microestructura	62
D-4) Ubicuidad en la aparición de las microestructuras lamelares	63
D-5) Observaciones sobre los patrones de impurezas en las lamelas	63
D-6) Descripción de las alteraciones tafonómicas sufridas	63
E) Conclusiones	63
V.- Nomenclatura	65
A) Jerarquías	65
B) Jerarquías de primer orden	65
B-1) Gránulos	66
B-2) Lamelas	66
B-3) Fibras	72
B-4) Elementos hialinos	73
C) Jerarquías de segundo orden	73
C-1) Fascículos y trabéculas	73
D) Jerarquías de tercer orden	78
D-1) Elementos radiales	78
D-1-1) Septos continuos	78
D-1-2) LMN, lámina media negra	79
D-1-3) LMC, lámina media clara	79
D-1-4) Estereoplasma	82
D-1-5) Forma septal: diferenciación radial	83
D-2) Tabulario y cierres interseptales	83
D-3) Marginario	84
D-4) Región axial	85
E) Jerarquía de 4º orden: desarrollo ontogénico	86
VI.- Taxonomía	89
A) Comentario introductorio a la clasificación propuesta	89
B) Grupo de <i>Cyathaxonia</i>	90
B-1) Introducción:	90
Familia Cyathaxoniidae, MILNE EDWARDS & HAIME, 1850, Gén. <i>Cyathaxonia</i> , MICHELIN, 1874.....	90
B-2) <i>Cyathaxonia cornu</i> MICHELIN, 1847	90
B-2-1) Material	91
B-2-2) Morfología externa	91
B-2-3) Morfología interna	91
B-2-4) Microestructura	92
B-2-5) Discusión	93
B-3) <i>Cyathaxonia rushiana</i> VAUGHAN, 1906.....	94
B-3-1) Introducción	94
B-3-2) Las Pilitas. Variedad lamelar	94
B-3-2-1) Material	94
B-3-2-2) Morfología externa	94
B-3-2-3) Morfología interna	95
B-3-2-4) Microestructura	98
B-3-2-4-1) Muralla externa	98
B-3-2-4-2) Aparato septal	98
B-3-2-4-3) Zona axial. Estereo-columnilla	102
B-3-2-4-4) Sellos pericolumnares e interseptales	103
B-3-2-4-5) Variabilidad microestructural	104
B-3-3) Formas asociadas a las Pilitas. Los Mogotes y el Couce.	104
B-3-3-1) Los Mogotes 4	104
B-3-3-2) El Couce	105
B-3-4) Sierra de la Estrella. Variedad fibrosa	106

B-4) <i>Cyathaxonia</i> spp.	110
B-4-1) Comentario	110
B-4-2) Sierra de la Estrella, nivel 10	110
B-4-3) Sierra de la Estrella, nivel 18	111
B-5) Discusión general para el género <i>Cyathaxonia</i>	112
B-5-1) Distinción entre <i>C. cornu</i> y <i>C. rushiana</i>	112
B-5-2) Relación entre las formas lamelar y fibrosa de <i>C. rushiana</i>	112
B-5-3) Naturaleza de los caracteres en <i>Cyathaxonia</i> : el caso de los tubérculos	115
C) Grupo de formas caninoides	120
C-1) Introducción general	120
C-2) Grupo 1º: Microestructura septal abierta (septos continuos)	121
C-2-1) Introducción:	121
<i>Cania</i> gen. nov.	121
C-2-2) Grupo 1º en los Santos de Maimona.	122
C-2-2-1) <i>Cania griffithoides</i> sp. nov.	122
C-2-2-1-1) Material	122
C-2-2-1-2) Forma externa	123
C-2-2-1-3) Morfología interna	123
C-2-2-1-4) Ontogenia y variabilidad	124
C-2-2-1-4-1) Fase <i>vermicularis</i>	124
C-2-2-1-4-2) Fase <i>dumonti</i>	126
C-2-2-1-4-3) Fase <i>cornucopiae</i>	126
C-2-2-1-4-4) Evolución de la zona axial	128
C-2-2-1-5) Microestructura	128
C-2-2-2) <i>Cania pseudoheterophyllia</i> sp. nov.	131
C-2-2-2-1) Material	131
C-2-2-2-2) Forma externa	131
C-2-2-2-3) Morfología interna	131
C-2-2-2-4) Observaciones microestructurales	134
C-2-2-3) Discusión para el grupo 1º en los Santos.	135
C-2-3) Grupo 1º en la Sierra de la Estrella	138
C-2-3-1) <i>Cania simplex</i> sp. nov.	138
C-2-3-1-1) Material	138
C-2-3-1-2) Forma externa	140
C-2-3-1-3) Morfología interna	140
C-2-3-1-4) Variabilidad	142
C-2-3-1-5) Microestructura	144
C-2-3-2) <i>Cania pinnatum</i> sp. nov.	146
C-2-3-2-1) Material	146
C-2-3-2-2) Forma externa	146
C-2-3-2-3) Morfología interna	147
C-2-3-2-4) Microestructura	150
C-2-3-3) <i>Cania</i> sp. 1 (sp. nov.)	150
C-2-3-4) <i>Cania?</i> sp. 2 (sp. nov.)	154
C-2-3-5) Discusión para el grupo 1º en la Sierra de la Estrella	154
C-2-4) Discusión y comparación bibliográfica general del grupo 1º.	157
C-2-4-1) Introducción	157
C-2-4-2) Nivel específico	157
C-2-4-2-1) <i>Cania griffithoides</i> sp. nov.	157
C-2-4-2-2) <i>Cania pseudoheterophyllia</i> sp. nov.	157
C-2-4-2-3) <i>Cania simplex</i> sp. nov.	157
C-2-4-2-4) <i>Cania pinnatum</i> sp. nov.	158
C-2-4-2-5) <i>Cania</i> sp. 1 (sp. nov.)	158
C-2-4-2-6) <i>Cania?</i> sp. 2 (sp. nov.)	158
C-2-4-3) Nivel genérico	158
C-2-4-4) Nivel familiar	162

C-3) Grupo 2°: Microestructura septal con LMN-LMC.	162
C-3-1) Introducción	164
C-3-2) <i>Maimonella</i> gen. nov.	164
C-3-2-1) <i>Maimonella variabilis</i> sp. nov.	165
C-3-2-1-1) <i>Maimonella variabilis</i> : forma A	165
C-3-2-1-1-1) Material	165
C-3-2-1-1-2) Forma externa	165
C-3-2-1-1-3) Morfología interna (ontg. y varb.)	166
C-3-2-1-2) <i>Maimonella variabilis</i> : forma B	170
C-3-2-1-2-1) Material	170
C-3-2-1-2-2) Forma externa	170
C-3-2-1-2-3) Morfología interna (ontg. y varb.)	170
C-3-2-1-3) Microestructura para las formas A y B	172
C-3-2-1-3-1) Introducción	172
C-3-2-1-3-2) Mesoplasma	172
C-3-2-1-3-3) Estereoplasma	174
C-3-2-1-3-4) Otras regiones	174
C-3-2-1-3-5) Variabilidad microestructural	175
C-3-2-1-4) Discusión	175
C-3-2-2) <i>Maimonella lamellatum</i> sp. nov.	178
C-3-2-2-1) Material	178
C-3-2-2-2) Forma externa	179
C-3-2-2-3) Morfología interna	179
C-3-2-2-4) Microestructura	180
C-3-3) Grupo 2°; discusión general.	183
C-3-3-1) Nivel específico	183
C-3-3-1-1) <i>Maimonella variabilis</i> sp. nov.	183
C-3-3-1-2) <i>Maimonella lamellatum</i> sp. nov.	184
C-3-3-2) Nivel genérico	184
C-3-3-3) Nivel familiar	185
C-4) Grupo 3°: mesoplasma cerrado con LMN total.	186
C-4-1) Introducción	186
C-4-2) <i>Convexiphyllum</i> gen. nov.	186
C-4-2-1) <i>Convexiphyllum pilitense</i> sp. nov.	187
C-4-2-1-1) Material	187
C-4-2-1-2) Forma externa	187
C-4-2-1-3) Morfología interna y variabilidad	188
C-4-2-1-4) Microestructura	192
C-4-2-2) <i>Convexiphyllum gigas</i> sp. nov.	198
C-4-2-2-1) Forma externa	198
C-4-2-2-2) Morfología interna	198
C-4-2-2-3) Microestructura	200
C-4-2-3) <i>Convexiphyllum</i> sp. (sp. nov.)	200
C-4-2-3-1) Material	201
C-4-2-3-2) Forma externa	201
C-4-2-3-3) Morfología interna, ontogenia y microestructura	201
C-4-3) Discusión general para el grupo 3°.	205
C-4-3-1) Nivel específico	205
C-4-3-1-1) <i>Convexiphyllum pilitense</i> sp. nov.	205
C-4-3-1-2) <i>Convexiphyllum gigas</i> sp. nov.	205
C-4-3-1-3) <i>Convexiphyllum</i> sp. (sp. nov.)	206
C-4-3-2) Nivel genérico y familiar.	206

D) Grupo de <i>Rylstonia</i>	209
D-1) Introducción general	209
D-2) Formas con columnilla, <i>Rylstonia</i> HUDSON & PLATT, 1927	210
D-2-1) Material	211
D-2-2) Introducción morfológica. Generalidades	211
D-2-2-1) Morfología externa	211
D-2-2-2) Morfología interna	211
D-2-2-2-1) Aparato septal	211
D-2-2-2-2) Tabulario	212
D-2-2-2-3) Marginario	212
D-2-2-2-4) Columnilla axial	212
D-2-2-3) Ontogenia	213
D-2-3) Variabilidad	213
D-2-3-1) <i>Rylstonia benecompecta</i> HUDSON & PLATT, 1928, forma lamelar	213
D-2-3-2) <i>Rylstonia densa</i> sp. nov.	214
D-2-3-3) <i>Rylstonia</i> cf. <i>benecompecta</i> (var. fibrosa)	218
D-2-4) Discusión.	224
D-2-4-1) Nivel específico	224
D-2-4-2) Nivel familiar y genérico. Discusión microestructural	226
D-3) Formas sin columnilla	229
D-3-1) Introducción	229
D-3-2) <i>Rylstonia? ambigua</i> sp. nov.	229
D-3-2-1) Material	229
D-3-2-2) Morfología interna	229
D-3-2-2-1) Forma 1	299
D-3-2-2-2) Forma 2	230
D-3-3) Discusión	232
D-4) Apéndice. Estudio microestructural	233
D-4-1) Introducción	233
D-4-2) Ejemplar SSE/18-4	233
D-4-2-1) Mesoplasma	233
D-4-2-1-1) Observaciones de 1º orden	233
D-4-2-1-2) Observaciones de 2º orden	233
D-4-2-1-3) Observaciones de orden mayor	234
D-4-2-2) Estereoplasma	234
D-4-2-2-1) Observaciones de 1º orden	234
D-4-2-2-2) Observaciones de orden mayor	236
D-4-2-3) Columnilla	238
D-4-2-4) Marginario	238
D-4-3) Ejemplar LP2/10-38	238
D-4-3-1) Observaciones en lámina ultrafina	238
D-4-3-1-1) Mesoplasma	238
D-4-3-1-2) Estereoplasma	239
D-4-3-1-3) Columnilla	239
D-4-3-2) Correlación con observaciones en lámina convencional	239
E) Grupo de <i>Zaphrentites</i>	243
E-1) Introducción general	243
E-2) Algunas notas sobre las especies descritas por CARRUTHERS, 1910	243
E-3) <i>Zaphrentites</i> HUDSON, 1941: <i>Zaphrentites</i> spp	245
E-3-1) Material	245
E-3-2) Forma externa	246
E-3-3) Morfología interna	248
E-3-3-1) Introducción a la tabla de variabilidad	248
E-3-3-2) Grupo B	251
E-3-3-3) Grupo C	251
E-3-3-4) Grupo D	252
E-3-3-5) Grupo E	252
E-3-3-6) Grupo F	253

E-3-3-7) Grupos A y G	254
E-3-4) Microestructura	255
E-4) Discusión general para el grupo de <i>Zaphrentites</i>	256
F) Grupo de <i>Sochkineophyllum</i> ?- <i>Claviphyllum</i> ?	263
F-1) Introducción general	263
F-2) <i>Sochkineophyllum</i> GRABAU, 1928	264
F-2-1) <i>Sochkineophyllum</i> ? <i>rodriguezi</i> sp. nov.	264
F-2-1-1) Material	265
F-2-1-2) Forma externa	265
F-2-1-3) Morfología interna	266
F-2-1-3-1) Secciones apicales	268
F-2-1-3-2) Desarrollo por encima de los 5mm	270
F-2-1-3-3) Septos menores y tábulas	273
F-2-1-4) Microestructura	274
F-2-1-5) Comentario sobre la variabilidad	277
F-2-1-6) Relación entre Sierra de la Estrella y los Santos	279
F-2-2) <i>Sochkineophyllum</i> ? <i>rodriguezi</i> var. <i>gigante</i> (var. nov.)	280
F-2-2-1) Material	280
F-2-2-2) Descripción	280
F-2-3) <i>Sochkineophyllum</i> ? sp. nov.	281
F-2-3-1) Comentario sobre el material	281
F-2-3-2) Descripción	282
F-3) <i>Claviphyllum</i> HUDSON, 1942c	283
F-3-1) <i>Claviphyllum</i> ? <i>sandoi</i> sp. nov.	283
F-3-1-1) Material	284
F-3-1-2) Forma externa	284
F-3-1-3) Morfología interna	284
F-3-1-4) Microestructura	289
F-3-1-5) Relación entre Sierra de la Estrella y los Santos	292
F-4) Discusión general para el grupo <i>Sochkineophyllum</i> ?- <i>Claviphyllum</i> ?	292
F-4-1) Introducción	292
F-4-2) <i>Sochkineophyllum</i> ?	293
F-4-3) <i>Claviphyllum</i> ?	299
F-4-4) Relaciones a nivel supragenérico	301
G) Grupo de formas cercanas al género <i>Duplophyllum</i> KOKER, 1924	306
G-1) Introducción general	306
G-2) <i>Duplostella</i> gen. nov.	306
G-2-1) <i>Duplostella</i> <i>fedorowskii</i> sp. nov.	306
G-2-1-1) Material	307
G-2-1-2) Forma externa	307
G-2-1-3) Morfología interna	307
G-2-1-3-1) Secciones juveniles	307
G-2-1-3-2) Aparato septal	308
G-2-1-3-3) Región axial	310
G-2-1-3-4) Septos menores y tábulas	310
G-2-1-4) Microestructura	312
G-2-1-5) Variabilidad	315
G-3) Discusión general.	318
H) Rotifíldos con desarrollo de tríada antípoda: género <i>Saleelasma</i>	322
H-1) Introducción general	322
H-2) <i>Saleelasma</i> WEYER, 1970: <i>Saleelasma</i> <i>alta</i> sp. nov.	322
H-2-1) Material	322
H-2-2) Forma externa	323
H-2-3) Morfología interna	323
H-2-3-1) Muralla externa	323
H-2-3-2) Aparato septal	324
H-2-3-2-1) Disposición fascicular	324
H-2-3-2-2) Septo K y tríada antípoda	324

H-2-3-2-3) Disposición radial	326
H-2-3-2-4) Hueco axial	326
H-2-3-2-5) Retirada septal	326
H-2-3-2-6) Septos menores	328
H-2-3-2-7) Diámetro/ número de septos	328
H-2-4) Microestructura	329
H-2-4-1) Mesoplasma	329
H-2-4-2) Estereoplasma	330
H-2-5) Alteraciones periféricas en los ápices	331
H-2-6) Variabilidad	334
H-3) Discusión general	336
H-3-1) Nivel de género y familia	336
H-3-2) Nivel de especie	339
I) Grupo de <i>Rotiphyllum</i>	342
I-1) Introducción general. Generalidades sobre la morfología.	342
I-2) <i>Rotiphyllum</i> HUDSON, 1942c	344
I-2-1) <i>Rotiphyllum</i> sp., aff. <i>omalusi</i> MILNE EDWARDS & HAIME, 1851	344
I-2-1-1) Material	345
I-2-1-2) Forma externa	345
I-2-1-3) Morfología interna y microestructura	345
I-2-1-4) Discusión	345
I-2-2) <i>Rotiphyllum</i> aff. <i>rushmanum</i> VAUGHAN, 1906	346
I-2-2-1) Material	346
I-2-2-2) Forma externa	347
I-2-2-3) Morfología interna	348
I-2-2-3-1) Introducción	348
I-2-2-3-2) Formas pinnadas	350
I-2-2-3-3) Formas típicas	350
I-2-2-3-3-1) Zona axial	351
I-2-2-3-3-2) Secciones juveniles	351
I-2-2-3-3-3) Densidad, simetría y forma septal	351
I-2-2-3-3-4) Marginario	351
I-2-2-3-3-5) Microestructura	352
I-2-2-3-4) Formas con apertura axial	352
I-2-2-4) Discusión	354
I-2-3) <i>Rotiphyllum trochophylloides</i> sp. nov.	356
I-2-3-1) Material	357
I-2-3-2) Forma externa	357
I-2-3-3) Morfología interna y microestructura	357
I-2-3-4) Discusión	360
I-2-4) <i>Rotiphyllum hudsoni</i> sp. nov.	361
I-2-4-1) Material	361
I-2-4-2) Forma externa	362
I-2-4-3) Morfología interna y microestructura	362
I-2-4-4) Discusión	364
I-2-5) <i>Rotiphyllum costatum</i> MCCOY, 1849	364
I-2-5-1) Material	364
I-2-5-2) Forma externa	365
I-2-5-3) Descripción de los caracteres internos y discusión	366
I-2-6) <i>Rotiphyllum</i> sp., aff. <i>charlestonense</i> THOMSON, 1873	369
I-2-6-1) Descripción	369
I-2-6-2) Discusión	370
I-2-7) <i>Rotiphyllum?</i> <i>saleelasmiforme</i> sp. nov.	371
I-2-7-1) Material	372
I-2-7-2) Forma externa	372
I-2-7-3) Morfología interna y microestructura	373
I-2-7-4) Discusión	376

I-2-8) <i>Rotiphyllum? petraiaforme</i> sp. nov.	376
I-2-8-1) Material	376
I-2-8-2) Forma externa	377
I-2-8-3) Morfología interna y microestructura	377
I-2-8-4) Discusión	378
I-3) Discusión general para el grupo de <i>Rotiphyllum</i>	379
J) Grupo de <i>Ufimia</i>	384
J-1) Introducción general: <i>Ufimia</i> STUCKEMBERG, 1895	384
J-2) Grupo de <i>Ufimia carbonaria</i> STUCKEMBERG, 1895: formas pinnadas.	384
J-2-1) Introducción	384
J-2-2) <i>Ufimia cerezoi</i> sp. nov.	385
J-2-2-1) Material	385
J-2-2-2) Forma externa	386
J-2-2-3) Morfología interna	387
J-2-2-3-1) Introducción	387
J-2-2-3-2) Disposición septal y criterios para la distinción entre formas enanas y verdaderos juveniles.	388
J-2-2-3-3) Cortes juveniles de ejemplares adultos	389
J-2-2-3-4) Fases intermedias y estado adulto	389
J-2-2-3-4-1) Tabulario y región axial	389
J-2-2-3-4-2) Forma septal	392
J-2-2-3-4-3) Septos menores y muralla externa	392
J-2-2-3-4-4) Diferenciación septal	394
J-2-2-3-5) Microestructura	398
J-2-2-3-6) Correlación entre forma externa e interna	400
J-2-3) <i>Ufimia</i> cf. <i>cerezoi</i>	401
J-2-3-1) Material	401
J-2-3-2) Descripción	401
J-2-3-3) Discusión	402
J-2-4) <i>Ufimia</i> sp.5	402
J-2-4-1) Material	402
J-2-4-2) Forma externa	402
J-2-4-3) Morfología interna	402
J-2-4-4) Microestructura	403
J-3) Grupo de <i>Ufimia bradbournense</i> WILMORE, 1910: formas antipinnadas.	407
J-3-1) Introducción	407
J-3-2) <i>Ufimia bradbournense</i> WILMORE, 1910, diagnóstico y comentario	408
J-3-2-1) Material	408
J-3-2-2) Forma externa	409
J-3-2-3) Morfología interna	409
J-3-2-3-1) Introducción	409
J-3-2-3-2) Cortes juveniles en individuos adultos	410
J-3-2-3-3) Forma septal, zona axial y tabulario	412
J-3-2-3-4) Disposición septal: simetría y reducciones	412
J-3-2-3-5) Muralla externa y septos menores	415
J-3-2-4) Microestructura	415
J-3-2-5) Correlación de forma externa y microestructura	417
J-3-3) Formas antipinnadas cercanas a <i>U. bradbournense</i>	417
J-3-3-1) Introducción	417
J-3-3-2) <i>Ufimia</i> sp. 1	417
J-3-3-2-1) Descripción	417
J-3-3-2-2) Discusión	418
J-3-3-3) <i>Ufimia</i> sp. 2	418
J-3-3-3-1) Descripción	418
J-3-3-3-2) Discusión	419
J-3-3-4) <i>Ufimia</i> sp. 3	419
J-3-3-4-1) Descripción	419
J-3-3-4-2) Discusión	419

J-3-3-5) <i>Ufimia</i> sp. 4	420
J-3-3-5-1) Descripción	420
J-3-3-5-2) Discusión	420
J-3-4) Discusión general para el género <i>Ufimia</i>	421
J-3-4-1) Nivel específico	421
J-3-4-1-1) <i>Ufimia cerezoi</i>	421
J-3-4-1-2) <i>Ufimia</i> cf. <i>cerezoi</i> , var. <i>oolitica</i>	422
J-3-4-1-3) <i>Ufimia bradbournense</i>	422
J-3-4-1-4) Otras formas antipinnadas	422
J-3-4-2) Nivel genérico	423
K) Formas cercanas al grupo de <i>Aplexizaphrentis-Barytichisma</i>	427
K-1) Introducción general	427
K-2) <i>Aplexizaphrentis</i> VAUGHAN, 1906	427
K-2-1) <i>Aplexizaphrentis? hispanica</i> sp. nov.	427
K-2-1-1) Material	428
K-2-1-2) Forma externa	428
K-2-1-3) Morfología interna	428
K-2-1-4) Microestructura y variabilidad	430
K-2-1-4-1) Introducción	430
K-2-1-4-2) Tipo A	432
K-2-1-4-3) Tipo B	434
K-2-1-5) Discusión	436
K-2-2) <i>Aplexizaphrentis</i> aff. <i>zaphrentiformis</i> WHITE, 1876	439
K-2-2-1) Material	439
K-2-2-2) Forma externa	439
K-2-2-3) Morfología interna	439
K-2-2-4) Microestructura	440
K-2-2-5) Discusión	441
L) Grupo de <i>Pentaphyllum</i> y formas asociadas.	443
L-1) Introducción general	443
L-2) Familia Pentaphyllidae SCHINDEWOLF, 1942: género <i>Pentaphyllum</i> DE KONINCK, 1872	443
L-2-1) <i>Pentaphyllum expansum</i> sp. nov.	444
L-2-1-1) Material	444
L-2-1-2) Forma externa	445
L-2-1-3) Morfología interna	446
L-2-1-3-1) Tablas de datos	446
L-2-1-3-2) Secciones juveniles	450
L-2-1-3-3) Aparato septal	450
L-2-1-4) Microestructura	451
L-2-1-5) Variabilidad	452
L-2-1-6) Discusión	454
M) Miscelanea	456
M-1) Introducción	456
M-2) <i>Sychnoelasma</i> sp.	456
M-2-1) Material y problemática	456
M-2-2) Forma externa	457
M-2-3) Morfología interna y microestructura	457
M-2-4) Discusión	460
M-3) Gen. et sp. indet. nº 1	461
M-3-1) Descripción	461
M-3-2) Discusión	462
M-4) Gen. et sp. indet. nº 2	464
M-4-1) Descripción	464
M-4-2) Discusión	465
M-5) Gen et sp. indet. nº 3	465
M-5-1) Descripción	465
M-5-2) Discusión	466

M-6) Gen. et sp. indet. n° 4	466
M-6-1) Descripción	466
M-6-2) Discusión	467
VII) Esqueletogénesis	468
A) Introducción general	468
B) Microestructura	468
C) Conceptos básicos a nivel microestructural	469
D) Últimas tendencias respecto a las hipótesis de biocrystalización	469
E) Modelo	474
E-1) Introducción	474
E-2) Microescala (descripción microelemental)	474
E-2-1) Elementos intracelulares.	474
E-2-2) Elementos extracelulares.	475
E-2-2-1) Fibras de mesoplasma.	475
E-2-2-2) Elementos hialinos.	476
E-2-2-3) Lamelas.	476
E-2-2-4) Fibras de estereoplasma.	477
E-3) Mesoescala (dominios de secreción)	479
E-3-1) Regiones de acreción vertical o de eje	479
E-3-1-1) Acreción vertical de tipo " <i>Jet d'au</i> "	479
E-3-1-2) Acreción vertical cerrada	480
E-3-1-3) Acreción vertical no radial	480
E-3-1-4) Interpretación	482
E-3-2) Regiones de acreción transversal	484
E-4) Macroescala. Identidad de los elementos morfológicos	491
E-4-1) Introducción	491
E-4-2) Región axial	492
E-4-3) Región medial	495
E-4-4) Marginario	496
E-4-5) Desarrollo ontogénico	498
VIII) Tafonomía	501
A) Introducción general	501
B) Fenómenos alterativos de afloramiento	501
B-1) Introducción	501
B-2) Facetas	502
B-3) Costras	502
B-4) Fragmentación	503
B-5) Rubefacción	504
B-6) Perforación	504
B-7) Interpretación de las observaciones	505
C) Procesos de alteración tafonómica a nivel elemental.	506
C-1) Introducción	506
C-2) Ubicación	507
C-3) Determinación tafonómica	507
C-4) Determinación anatómica y paleoecológica	507
C-5) Estadios de desarrollo que suelen estar representados	507
C-6) Composición	508
C-7) Anomalías esqueléticas producidas en vida del organismo.	509
C-7-1) Crecimientos patológicos	509
C-7-1-1) Necrosis	509
C-7-1-2) Crecimiento anormal de partes esqueléticas	509
C-7-1-3) Deformaciones patológicas	510
C-7-1-4) Roturas	510
C-7-2) Adaptaciones al sustrato (xenomorfismos)	510
C-8) Epifauna y bioerosión	511
C-8-1) Descripción general	511
C-8-2) Microperforación	512
C-8-3) Relleno de las microperforaciones	513

C-9) Evidencias de transporte	514
C-10) Conservación de las zonas caliculares	515
C-10-1) Morfología calicular	515
C-10-2) Biodegradación-descomposición	516
C-10-3) Relleno sedimentario	517
C-10-4) Distorsión tafonómica: compresiones caliculares	517
C-10-5) Alteraciones diagenéticas en los rellenos	519
C-10-5-1) Empalizadas calcíticas	519
C-10-5-2) Mosaicos de recristalización en la matriz	522
C-10-5-3) Acículas	524
C-10-5-4) Otras recristalizaciones calcíticas	525
C-10-5-5) Silicificaciones	525
C-10-5-6) Fenómenos de disolución bajo presión	527
C-11) Consevación en las regiones infracaliculares	527
C-11-1) Cementación	528
C-11-2) Compresión y fracturación	529
C-11-3) Recristalizaciones esqueléticas	529
C-11-3-1) Coalescencia	529
C-11-3-2) Euhedralización	530
C-11-4) Fenómenos de cizalla (zig-zag presión)	531
C-11-5) Acículas en zonas esqueléticas	532
C-11-6) Sílice reemplazante en zonas infracaliculares	533
C-11-7) Fenómenos de disolución	534
C-12) Síntesis e interpretación general de los procesos diagenéticos	535
C-13) Grado de remoción (resedimentación y/o reelaboración)	538
D) Atributos de las asociaciones tafonómicas	539
D-1) Introducción	539
D-2) Asociaciones en la cuenca de los Santos de Maimona	539
D-2-1) Introducción	539
D-2-2) Afloramiento del Cerro de los Santos (unidad 1)	540
D-2-2-1) Descripción taxonómica	540
D-2-2-2) Descripción e interpretación tafonómica	540
D-2-3) Afloramiento de Sierra Cabrera (niveles margosos a techo del tramo 3)	540
D-2-3-1) Descripción taxonómica	540
D-2-3-2) Descripción bioestratinómica	541
D-2-3-3) Interpretación bioestratinómica	541
D-2-3-4) Descripción de la diagénesis	541
D-2-3-5) Interpretación de la diagénesis	542
D-2-4) Afloramiento de La Alameda (alternancia de calizas y margas, unid. 4 y 5)	543
D-2-4-1) Descripción taxonómica	543
D-2-4-2) Descripción bioestratinómica	544
D-2-4-3) Interpretación bioestratinómica	544
D-2-4-4) Descripción de la diagénesis	545
D-2-4-5) Interpretación de la diagénesis	545
D-2-4-6) Algunas observaciones sobre la parte alta de La Alameda II	546
D-2-5) Cerro Armeña y otros afloramientos de la unidad 3-4	546
D-2-5-1) Descripción taxonómica	546
D-2-5-2) Descripción tafonómica	546
D-2-5-3) Interpretación	547
D-2-5-4) Casos dispersos en otros afloramientos de las mismas unidades 3-4	547
D-2-6) Afloramientos de las Pilitas (unidad 6)	549
D-2-6-1) Descripción taxonómica	549
D-2-6-2) Descripción bioestratinómica	550
D-2-6-3) Interpretación bioestratinómica	550
D-2-6-4) Descripción de la diagénesis	551
D-2-6-5) Interpretación de la diagénesis	551

D-2-7) Mogotes 4 (niveles olistolíticos de la unidad 6, zona NO)	552
D-2-7-1) Descripción taxonómica y tafonómica	552
D-2-7-2) Interpretación	553
D-2-8) Afloramiento de Rivera de Guadajira (pizarras con goniatites de la unidad 7)	553
D-2-8-1) Descripción taxonómica	553
D-2-8-2) Descripción tafonómica	554
D-2-8-3) Interpretación	554
D-2-9) Conclusiones tafonómicas en las asociaciones de los Santos	557
D-3) Asociaciones de la cuenca de Guadiato	558
D-3-1) Introducción	558
D-3-2) Asociaciones de la Sierra de la Estrella	558
D-3-2-1) Asociaciones en los niveles margosos	559
D-3-2-1-1) Introducción	559
D-3-2-1-2) Composición taxonómica	559
D-3-2-1-2-1) Nivel 10	559
D-3-2-1-2-2) Niveles 11 al 15	560
D-3-2-1-2-3) Nivel 18	560
D-3-2-1-3) Descripción general de la tafonomía	561
D-3-2-2) Asociaciones en niveles duros de la S. de la Estrella	564
D-3-2-3) Interpretación	565
D-3-3) Asociación del Couce	567
D-3-4) Otros afloramientos de la Cuenca de Guadiato	568
D-4) Comparación entre los Santos y la Sierra de la Estrella-el Couce	570
D-4-1) Comparación	570
D-4-2) Conclusiones tafonómicas	573
IX. Paleobiogeografía, Bioestratigrafía y relaciones filogenéticas	576
A) Introducción general	576
B) Asociaciones de los Santos	576
B-1) Discusión bioestratigráfica	576
B-2) Discusión filogenética	577
B-2-1) Introducción	577
B-2-2) Agrupaciones propuestas	578
B-2-2-1) Grupo de <i>Cyathaxonia</i>	578
B-2-2-2) Grupo de <i>Cania</i>	578
B-2-2-3) Grupo de <i>Maimonella</i>	578
B-2-2-4) Grupo de <i>Rylstonia-Convexiphyllum</i>	578
B-2-2-4-1) Plexo de <i>Rylstonia</i>	578
B-2-2-4-2) Plexo de <i>Convexiphyllum</i>	578
B-2-2-5) Grupo de <i>Zaphrentites</i>	578
B-2-2-5-1) Plexo de <i>Soschk. ?-Clav. ?</i> incluyendo a <i>Zaphrentites</i> spp. y <i>Duplostella</i>	578
B-2-2-5-2) Plexo de <i>Saleelasma</i>	578
B-2-2-5-3) Plexo de <i>Rotiphyllum</i>	578
B-2-2-5-4) Plexo de <i>Ufimia</i>	578
B-2-2-5-5) Plexo de <i>Amplexizaphrentis</i>	578
B-2-2-6) Grupo de <i>Pentaphyllum</i>	578
C) Asociaciones de la cuenca de Guadiato: Sierra de la Estrella-El Couce	579
D) Comparación entre los Santos y la Sierra de la Estrella	580
D-1) Grupo de <i>Cyathaxonia</i>	580
D-2) Grupo de <i>Cania</i>	580
D-3) Grupo de <i>Maimonella</i>	581
D-4) Grupo de <i>Rylstonia-Convexiphyllum</i>	581
D-5) Grupo de <i>Zaphrentites</i>	581
D-6) Grupo de <i>Pentaphyllum</i>	581
E) Correlaciones	581
F) Hipótesis para explicar las correlaciones observadas	583

G) Correlaciones con asociaciones de CRSSD de otras cuencas	586
G-1) <i>Cyathaxonia</i> MICHELIN, 1874	586
G-2) <i>Cania</i> gen. nov.	586
G-3) <i>Maimonella</i> gen. nov.	586
G-4) <i>Convexiphyllum</i> gen. nov.	586
G-5) <i>Rylstonia</i> HUDSON & PLATT, 1928	587
G-6) <i>Zaphrentites</i> HUDSON 1941	588
G-7) Plexo de <i>Sochkineophyllum</i> ?- <i>Claviphyllum</i> ?	588
G-8) <i>Duplostella</i> gen. nov.	588
G-9) <i>Saleelasma</i> WEYER, 1970	588
G-10) <i>Rotiphyllum</i> HUDSON, 1942c	589
G-11) <i>Ufimia</i> STUCKEMBERG, 1895	589
G-12) Plexo asociado a los géneros <i>Amplexizaphrentis</i> - <i>Barytichisma</i>	589
G-13) <i>Pentaphyllum</i> DE KONINCK, 1872	589
G-14) Discusión	589
H) Conclusiones Paleobiogeográficas y Bioestratigráficas	590
I) Conclusiones Filogenéticas	591
X. Agradecimientos	593
XI. Bibliografía	595
XII. Láminas	621

Capítulo I.

Introducción y Objetivos

Esta Tesis Doctoral tiene como principal objetivo profundizar en el estudio de los corales rugosos solitarios y sin diseipimentos (CRSSD).

Mi Tesis de Licenciatura la realicé en la cuenca de los Santos de Maimona, dentro de un grupo de investigación dirigido por Sergio Rodríguez. Los objetivos generales de este grupo de investigación son el estudio sedimentológico y paleontológico de los materiales marinos carbonatados del Carbonífero de Ossa Morena. Dichos estudios comenzaron en la cuenca Viseense de Los Santos, pero actualmente se centran en la investigación del sector noroccidental de la cuenca de Guadiato. Por tanto para mí uno de los objetivos principales era el encontrar allí nuevas asociaciones de CRSSD similares a las anteriores y poder realizar así un estudio comparativo entre ambas regiones en el que poder poner a prueba el estudio de variabilidad que se pretendía realizar con todo el material.

Aunque los ejemplares de Guadiato tardaron en aparecer (no los encontramos hasta mi tercer año de Beca doctoral) han podido entrar en la discusión principal de esta Tesis. Además las colecciones encontradas corresponden más o menos al mismo intervalo de edad y por tanto son todavía más adecuadas para nuestras intenciones.

Tanto el estudio del Carbonífero inferior en Ossa Morena como el más específico de los CRSSD son estudios muy necesarios en el conjunto de los conocimientos geológicos de toda Ossa-Morena que hace tiempo están estancados en conceptos generales y en los que son urgentes estudios detallados de diferente índole para poder interpretar correctamente el funcionamiento y la formación de una región tan compleja.

Los mayores avances en Ossa Morena se refieren a estudios tectónicos y petrológicos detallados (petrología ígnea y metamórfica, como veremos en el capítulo de Marco Geológico) sin embargo en todos estos trabajos hay bastantes lagunas. Esto se debe al escaso control bioestratigráfico que se tiene de las cuencas sincinemáticas que se formaron durante la orogenia Hercínica. Este conocimiento no pasa de ser actualmente más que preliminar (con excepción de la cuenca de los Santos) si lo comparamos con el estudio del Carbonífero de otras regiones de España (por ejemplo con la cuenca Cantábrica).

Respecto a los CRSSD, diremos que la pertinencia de su estudio se debe a que es necesario investigar de un modo profundo un grupo fósil corriente en el Carbonífero inferior, pero que es de los pocos que quedan sin haber recibido un análisis suficientemente exhaustivo con anterioridad:

De ellos se tiene el concepto general de que son formas primitivas poco especializadas que ocupan ambientes restrictivos para otros tipos de corales. Esto hace que sean fósiles en principio escasamente valiosos en bioestratigrafía, que es en realidad el gran motor de los intereses en los estudios paleontológicos. Esto ha hecho que su estudio sea casi siempre secundario y como se verá en las discusiones, poco satisfactorio, al menos para los tiempos que corren (ya estamos casi en el 2000).

Como pondremos de relieve en esta Tesis, estos conceptos son muy relativos, ya que en las asociaciones estudiadas se observa una gran diversidad y con composiciones diferentes que parecen indicar que estos corales pueden aparecer en un amplio abanico de medios sedimentarios. Esta diversidad es además llamativa en los aspectos microestructurales, de modo que era casi imposible avanzar sin tenerlos en cuenta, con la consiguiente profundización en una serie de

discusiones que aún siguen vigentes entre los especialistas de corales Paleozoicos (ver capítulo de Justificación de la Microestructura).

Con el estudio de la microestructura se fueron acumulando multitud de observaciones sobre los procesos Tafonómicos en general que han afectado a los fósiles. Muchas de estas observaciones parecen ser novedosas y esta ha sido una de las razones por las que nos hemos esforzado en sacar adelante un estudio tafonómico completo, tanto a nivel elemental como a nivel de asociaciones, que además se complementa y sostiene muchos de los puntos de vista y argumentos utilizados en el estudio microestructural.

Los CRSSD, estudiados exhaustivamente, pueden ser una pieza importante para comprender la filogenia de los corales rugosos, basándonos en el entendimiento de la microestructura y la variabilidad. Este tipo de estudio revela una taxonomía más rica que parece indicar relaciones diferentes y posibilidades que renuevan el posible interés de este grupo en todos los campos paleontológicos considerados (taxonomía, filogenia, tafonomía, biostratigrafía, paleobiología, paleobiogeografía).

En cualquier caso esta memoria no es más que el comienzo de un tipo de estudio que pensamos demostrar que es factible, rentable y muy necesario y que desemboca necesariamente en la revisión y descripción integral de muchas colecciones que todavía están esperando en muchos museos europeos.

***Capítulo II:** **Marco geológico**

A) *Introducción general

En este apartado intentaremos exponer cual es el estado actual de los conocimientos respecto a la geología de los afloramientos carboníferos en la región de Ossa-Morena, haciendo, por supuesto, más hincapié en las dos zonas, Los Santos de Maimona y la mitad NW del carbonífero del Guadiato, en las que hemos centrado nuestra investigación.

Los afloramientos carboníferos de la región son interpretados en conjunto como el fruto del cambio geodinámico de un régimen tectónico de transpresión, que pasa de deformación dúctil por cizalla transcurrente sinistral, a un régimen de deformación frágil también asociado a cizalla sinistral, en el que la dinámica de bloques provoca en principio un régimen transtensional (apertura de cuencas sedimentarias y actividad volcánica asociada) que posteriormente y de un modo más o menos gradual, pasa a ser un régimen transpresivo, en el que se verifica una deformación de cobertera, por adaptación a un zócalo, de los sedimentos depositados en las citadas cubetas (ÁBALOS & EGUILUZ, 1992).

Estas cuencas o cubetas carboníferas son uno de los testigos de los efectos de la orogenia hercínica en todo el bloque de Ossa-Morena. Esta es una idea general del significado de dichos terrenos, ahora bien, otra cosa es el estado de los conocimientos respecto a las relaciones entre los diferentes dominios carboníferos, esto es, su Paleogeografía y su correlación temporal. A este respecto sólo disponemos del modelo presentado por GABALDÓN *et al* (1985a) y reformulado por QUESADA, ROBARDET & GABALDÓN (1990), en un marco más global.

Dicho modelo no ha sido renovado con nuevos estudios de detalle de las diferentes cubetas carboníferas, a excepción de los datos referidos a la cuenca Tournaisiense situada en el sinclinal de Cerrón del Hornillo, al SE de la antiforma de Zafra-Monesterio (cercanías de Santa Olalla de Cala) y que ha sido recientemente descrita por ROBARDET *et al.* (1986).

En dicho orden de cosas se echa de menos la mención e interpretación en dicho modelo, de la cuenca carbonífera de Los Santos de Maimona, así como los retazos de carbonífero alineados con ella más al sur, como son Bienvenida y Casas de la Reina. Todos ellos están situados en la zona central de Ossa Morena (dominio de Zafra-Alanís). Esta ausencia nos parece importante dado que los datos y características generales en cuanto a edad y estratigrafía, principalmente en lo que se refiere a la Cuenca de los Santos de Maimona, ya estaban publicados antes de 1990 (principalmente ODRIÓZOLA *et al.*, 1983, SÁNCHEZ *et al.*, 1988 y RODRÍGUEZ & COMAS, 1989). Dichos datos, completados y aumentados con posterioridad, RODRÍGUEZ, Ed. (1992), hacen necesarias algunas matizaciones en el modelo paleogeográfico vigente.

Aparte de esto, es importante decir que en la mayor parte de los afloramientos carboníferos los estudios paleontológicos y sedimentológicos son claramente insuficientes, con lo cual la caracterización detallada de los medios de sedimentación y su datación fina aún están por realizar. Esto afecta a la estratigrafía de las diferentes unidades y por ende también a su cartografía y a la correcta identificación incluso de los procesos tectónicos concretos que han sufrido los diferentes terrenos.

Este estudio sólo ha sido completado en la cuenca carbonífera de Los Santos (que no aparece en los modelos paleobiogeográficos) y está siendo llevado a cabo por nuestro equipo de investigación, en la zona del Guadiato, en el sector que va desde Peñarroya hasta Villaharta.

Ambos terrenos han sido escogidos por ser los que muestran una mayor riqueza paleontológica y por la particularidad de estar situados en muy diferentes dominios dentro de Ossa Morena, con lo que las correlaciones podrán tener mayor trascendencia.

B) * Encuadre geológico de Ossa-Morena -

B-1)* Introducción -

Ossa Morena es una de las unidades geotectónicas diferenciadas clásicamente dentro del orógeno Hercínico en su rama meridional y se correlaciona, por sus caracteres litológicos, geodinámicos y por su posición externa dentro de la cadena, con la faja Saxothuringica de centro-europa (ver JULIVERT & MARTINEZ, 1983).

Más en concreto, Ossa Morena es modernamente interpretado como un bloque continental pinzado entre otros dos bloques de mayor entidad, la zona Centro-Ibérica al N y un bloque continental que estaría situado al W (?) (ver ÁBALOS, 1990, pg. 385-390).

Los numerosos estudios detallados, tanto petrológicos como tectónicos, de las regiones de Ossa Morena más intensamente deformadas (tres ejemplos modernos son GALINDO, 1989, ÁBALOS, 1990 o GONZALEZ DEL TANAGO, 1995) nos dan un modelo bien definido de la dinámica Hercínica en esta zona.

El citado pinzamiento entre dos bloques continentales más potentes, se resolvió con importantes desplazamientos transcurrentes, calculados en 300 a 400km y un giro contrario a las agujas del reloj, que llevó al bloque, desde una disposición más o menos N-S, a la situación actual NW-SE (ver ÁBALOS & EGUILUZ, 1992).

La deformación fue principalmente dúctil en un principio (primera fase de deformación hercínica) y se verificó en zonas de debilidad cortical procedentes de antiguas suturas intercontinentales y otros accidentes tectónicos de anteriores orogenias, principalmente, el más importante de la región, el Corredor Blastomilonítico Badajoz-Córdoba. Esta deformación fue en determinadas zonas, marcadamente transpresiva, como en el citado corredor, pero en otras zonas la componente compresional pura fue de mayor importancia, con el desarrollo de domos térmicos (importante producción de plutones) y de grandes estructuras cabalgantes (principalmente el cabalgamiento dúctil de Monesterio y el cabalgamiento de Ficalho-Almonaster, el límite sur de Ossa Morena).

Como dijimos en la introducción, este régimen de deformación ductil, al que en realidad se le achacan los mayores despegues y desplazamientos cizallantes, fue cambiando a un régimen frágil de deformación, aunque con la misma tectónica transpresiva que en la fase anterior. Dicho cambio, responsable de la formación de cubetas vulcano-sedimentarias de diversa índole (ver QUESADA, ROBARDET & GABALDÓN 1990), según parece, se verificó con anterioridad en los dominios meridionales de la región de cizalla, rejuveneciéndose hacia el norte: así, los depósitos sincinemáticos de edad Devónico superior y/o Tournaisiense son propios de la región Surportuguesa (que en realidad no pertenece en sentido estricto a la zona de cizalla) y pequeños retazos carboníferos del SE de Ossa Morena (Santa Olalla de Cala, Cerrón del Hornillo), mientras que depósitos sincinemáticos claramente Namurienses sólo aparecen en las regiones septentrionales (Carbonífero del Guadiato)¹.

A este respecto podemos indicar que desde hace tiempo existen datos (RODRIGUEZ, comunicación personal), todavía sin estudiar en profundidad pero indiscutibles, de materiales claramente pertenecientes al Viseense superior, en una banda carbonatada situada en la base de la secuencia de la Cuenca Autuniense del río Viar (un estudio de la estratigrafía de dichos terrenos puede encontrarse en SIMANCAS, 1983, aunque este autor no reconoce los materiales viseenses) muy cercana a Santa Olalla de Cala. Esto indica por un lado que también existen materiales de

B-2) *Breve descripción estratigráfica/estructural de la región (fig. 1)

Todas las características geodinámicas que acabamos de exponer someramente (en las referencias citadas con anterioridad se puede encontrar una información más y detallada al respecto) explican la estructuración de Ossa Morena, en diversos dominios alargados en dirección NW-SE y separados entre sí por grandes fallas o conjuntos de fallas de desgarre.

Dichos accidentes tectónicos ponen en contacto unidades con historias geológicas diferentes, lo que clásicamente ha dificultado la interpretación global de toda la estructura y que se traduce en discusiones sobre la correlación entre las diferentes unidades estratigráficas distinguidas en cada dominio, así como en la deducción de los verdaderos bordes de Ossa morena (para amplias discusiones sobre el tema, ver APALATEGUI *et al.* 1985e, , HERRANZ, 1984, EGUILUZ, 1988 o ÁBALOS, 1990).

La zonación en dominios más aceptada actualmente (ver fig. 1, tomada de GABALDÓN *et al.*, 1985a) está basada en la de CHACÓN *et al.* (1974), para la mitad septentrional (hasta la falla de Malcocinado) y las divisiones de DELGADO-QUESADA, *et al.* (1977), ARRIOLA *et al.* (1984) y FLORIDO & QUESADA (1984), para la mitad meridional (desde dicha falla, hasta el cabalgamiento de Ficalho-Almonaster). Dicha zonación es de SW a NW, como sigue:

B-2-1) Dominio de Évora-Aracena.- Formado al Sur por el macizo de Évora-Beja y dentro del mismo por la primera faja metamórfica importante, la del macizo de Aracena. Al norte se situaría el sinclinatorio de Barrancos-Hinojales.

Los afloramientos Dinantienses se sitúan en el borde SE del macizo de Évora-Beja, y son, en la zona SW (la más cercana al borde meridional de Ossa-Morena), el flysch de Terena (en la unidad de Barrancos) y los afloramientos de Santa Olalla de Cala, de edades Devónico superior-Tournaisiense (SANTIESTEBAN-NAVARRO *et al.*, 1990) y más al NE (en la terminación SE del anticlinorio de Zafra-Monesterio) el Devónico del Sinclinal del Valle y el Tournaisiense probablemente relacionado, de Cerrón del Hornillo (ambos también flyschoides).

Como decíamos en el pie de página anterior, además de estos materiales pre-viseenses, podemos citar la existencia de un Viseense superior aún sin estudiar (en cualquier caso no parece ser flyschoides y contiene abundante fauna de corales Rugosos), relacionado con la cuenca del río Viar. Estos materiales han sido denominados informalmente como banda carbonífera del Pimpollar por MORENO-EIRIS *et al.* (1995).

B-2-2) Dominio de Monesterio-Alanís-Córdoba.- Este dominio es el más extenso de todos y ocupa la región central de Ossa Morena. Está formado internamente por varias subunidades estructuradas alrededor del segundo cinturón metamórfico importante, el Anticlinorio de Olivenza-Monesterio (en donde afloran con profusión materiales precámbricos y rocas plutónicas de diferentes edades, ver, EGUILUZ, 1988, GALINDO, 1989). Tanto al SW como al NE del citado cinturón aparecen materiales Paleozoicos con escaso metamorfismo, que conforman sendas unidades sinclinales, al SW el sinclinatorio de Jerez de los Caballeros-Fregenal de la Sierra (más o menos equivalente a la unidad de Elvás-Cumbres Mayores) y al NE, el sinclinatorio de Zafra-Alanís (o, a mayor escala, dominio de Córdoba-Alanís).

La cuenca Los Santos de Maimona (Viseense superior, RODRÍGUEZ, Ed., 1992) se sitúa sobre una zona de cizalla que pone en contacto terrenos cámbricos del Anticlinorio de Zafra-Monesterio (subdominio de Alconera-Arroyomolinos para ODRIOZOLA *et al.*, 1983), con

cámbricos de facies muy diferentes en el sinclinorio adyacente de Zafra-Alanís (unidad de Zafra). A favor de la misma zona de cizalla, aunque más al SE, aparecen los retazos carboníferos de Bienvenida y Casas de La Reina, de facies, edad (?) y desarrollo similar a la parte inferior de la cuenca de Los Santos de Maimona (ver QUESADA, 1983).

B-2-3) Dominio de Sierra Albarrana.- Este dominio constituye un afloramiento de rocas principalmente precámbricas que a diferencia de otros terrenos de esta edad, como pueden ser los adyacentes del corredor blastomilonítico, presenta un grado bajo de metamorfismo y ciertas condiciones de observación que han hecho que algunas formaciones importantes de las citadas edades hayan sido definidas allí (sobre la historia dinámica y petrológica de parte de este dominio ver GONZALEZ DEL TANAGO, 1995).

La historia dinámica de este dominio está íntimamente relacionada con el funcionamiento de las fallas de Azuaga al NE y de Malcocinado al SW y con el emplazamiento y desarrollo de la alineación magmática de Villaviciosa de Córdoba-La Coronada, interpretada por algunos autores como un rift abortado (asociado a los movimientos transcurrentes) que se formó entre el Tournaisiense y el Viseense superior-Namuriense (ver DELGADO-QUESADA *et al.*, 1985, PASCUAL, 1985).

En el interior del dominio de Sierra Albarrana sólo aparece la pequeña cuenca de Valdeinfierno, Tournaisiense superior y de marcado carácter continental.

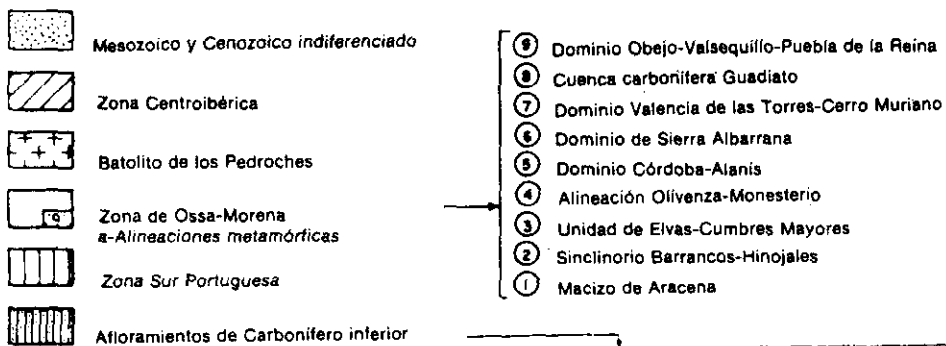
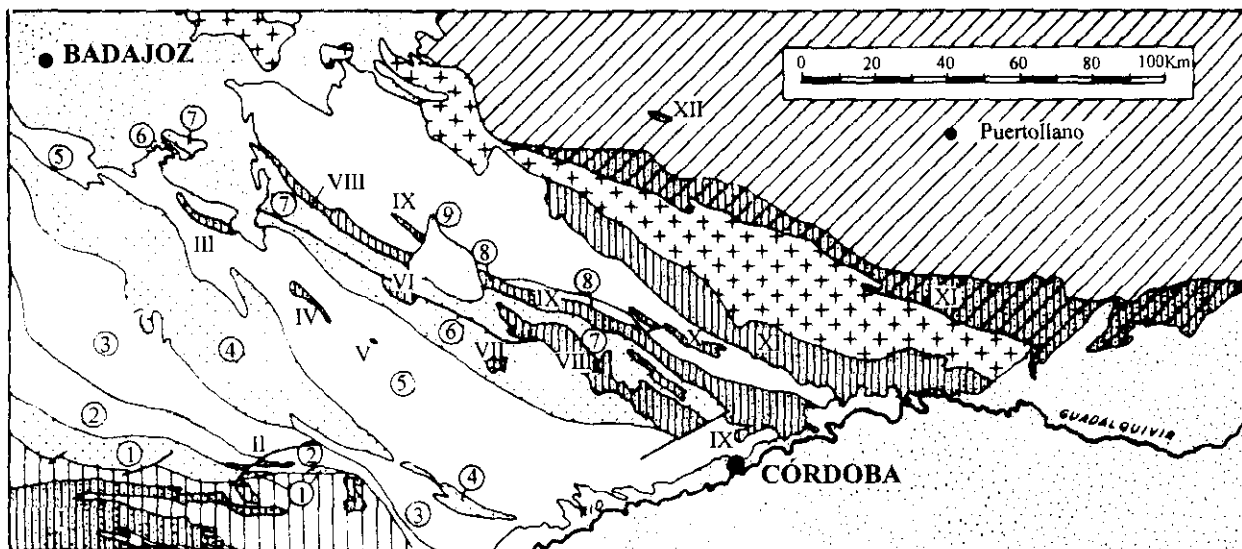
Sin embargo en los bordes de este dominio, principalmente en el borde NW-SE, aparecen numerosos retazos carboníferos entre los que destaca la cuenca de Benajarrafe junto a otros afloramientos vulcano-sedimentarios cercanos, todos ellos asociados a la alineación magmática de Villaviciosa-La Coronada, desarrollada, según PASCUAL (1985), entre el Tournaisiense superior-Viseense superior. Más al NW y seguramente relacionado con los anteriores materiales tenemos la cubeta de Berlanga (de edad Viseense superior).

Todos estos afloramientos tienen un funcionamiento claramente relacionado con la falla de Azuaga, mostrando un gran desarrollo de facies deltaicas, que en el caso de Berlanga son claramente progradantes hacia el norte (QUESADA, 1983).

B-2-4) Dominio de Valencia de las Torres-Cerro Muriano (o corredor Blastomilonítico Badajoz-Córdoba).- Como ya hemos señalado con anterioridad, este dominio es el principal accidente transpresivo de Ossa-Morena además del tercer y último cinturón precámbrico-metamórfico de gran importancia.

Entre el dominio de Sierra Albarrana y el Corredor (aunque apoyados principalmente en un basamento de tipo Sierra Albarrana) se sitúan directamente los afloramientos de Benajarrafe y Berlanga. Asociados a ellos, tanto por las facies como por el tipo de mineralizaciones (QUESADA, 1983), aunque dispuestos directamente en medio del corredor blastomilonítico, aparecen los afloramientos del río Matachel (esta posición es sin embargo más correlativa, con una continuación al NW de la banda del Guadiato).

La formación de todos estos afloramientos con sedimentación vulcano-detrítica, ha sido descrita por ÁBALOS (1990, anexo I, respecto a Matachel y Berlanga) como correspondiente al desarrollo de cubetas de tipo pull-apart, en las que el régimen frágil transcurrente, produce por transtensión el desarrollo y relleno de cubetas sedimentarias. Al continuar el movimiento transcurrente, el giro de los bloques creados en la transtensión provoca que el régimen se invierta hasta la transpresión, durante la que los materiales sedimentarios se deforman (respecto a esta dinámica, estas cuencas, como veremos, se parecen más a Los Santos que a la zona de Guadiato).



I-Zona Sur Portuguesa	VII-Valdeinfierno
II-Sector de Santa Olalla de Cala	VIII-Benajárfate-Matachel
III-Los Santos de Maimona	IX-Guadiato
IV-Bienvenida	X-Guadalbarbo
V-Casas de Reina	XI-Pedroches
VI-Berlanga	XII-Guadálmez

Figura 1: Distribución de dominios estructurales en Ossa Morena, incluyendo la posición de las distintas áreas carboníferas (Modificado de Quesada et al. , 1985).

Entre este dominio y el de Obejo-Valsequillo-Puebla de la Reina, ocupando una extensa zona cuyo basamento debe ser en parte de ambos, se disponen las diferentes bandas carboníferas de la región del Guadiato. Aunque las describiremos más adelante con mayor detalle, las citadas bandas carboníferas, corresponden a unidades alargadas en sentido NW-SE, claramente separadas por contactos tectónicos mayores (principalmente fallas inversas, otras veces fallas en dirección). En principio, a la separación tectónica se le suman características estratigráficas claras tanto de facies como de edad, describiéndose clásicamente tres bandas diferentes (ver PÉREZ LORENTE, 1979):

- La banda meridional, es un carbonífero de edad Viseense en facies "culm", cuyos afloramientos se alargan hasta las cercanías de Córdoba y siempre aparecen discordantes sobre un basamento claramente perteneciente al dominio de Valencia de las Torres.

- La banda central, corresponde a la banda denominada Viseense-Namuriense, con una estructura compleja, en la que alcanzan su mayor desarrollo los materiales de plataforma carbonatada somera y en la que hemos centrado nuestra investigación. El basamento de esta unidad casi nunca se observa directamente (excepto en la hoja de Adamuz que no entra en nuestra región actual de campo) y bien pudiera ser parcialmente ora del dominio de Valencia de las Torres, ora del dominio de Valsequillo-Puebla de la Reina.

- La banda septentrional corresponde a una cuenca intramontañosa de edad Westfaliense con abundantes niveles de carbón, que ocupa una estrecha y bien delimitada banda que va desde los alrededores de Peñarroya hasta el pueblo de Villaharta. Su basamento es claramente la unidad aloctona definida por APALATEGUI *et al.* (1985e) en la unidad de Valsequillo-Puebla de la Reina.

B-2-5) Dominio de Obejo-Valsequillo-Puebla de la Reina.- En este dominio, se definen dos unidades diferentes, una de ellas, con afinidades de tipo Ossa Morena, es considerada como una unidad alóctona cabalgante sobre la otra, un zócalo de tipología ya claramente centroibérica.

Si descontamos el contacto de esta unidad con el Carbonífero del Guadiato, el resto de los afloramientos corresponden al "culm" de Los Pedroches-Guadalbarbo. Ambas partes pueden ser descritas como pertenecientes a una misma sucesión, si bien en el "culm" del Guadalbarbo, que ocupa afloramientos más meridionales, se desarrolla ampliamente un vulcanismo básico que sin embargo no llega a observarse en Los Pedroches.

Por otro lado, pese a ser el afloramiento carbonífero más extenso de toda la región, la datación se basa en el contenido paleontológico de los escasos niveles detrítico carbonatados que aparecen en la parte media inferior de la sucesión, dando una edad mínima de Viseense medio-superior. El ambiente sedimentario supuesto para la formación de toda la sucesión, es la de plataforma abierta somera controlada por tormentas (ver QUESADA *et al.*, 1990).

Sobre el momento y la dinámica del emplazamiento de la unidad alóctona no conocemos más datos que la cartografía 1:50.000 en las hojas de Peñarroya, Espiel, Villaviciosa de Córdoba y Adamuz (APALATEGUI *et al.*, 1985a, b, c y d). Dicha cartografía resulta paradójica y hace difícil situar y comprender cuándo y como se emplazó dicha unidad. Así en la hoja de Espiel se deduce que el emplazamiento fue posterior a la sedimentación del "culm" del Guadalbarbo, datado como Viseense superior. Sin embargo materiales de edades similares, pertenecientes a la banda central del Guadiato, se apoyan en discordancia sobre la citada unidad alóctona, indicándonos que su sedimentación es claramente posterior (hoja de Adamuz). Estas observaciones contradictorias pueden deberse, o bien a que las dataciones tanto del "culm" del Guadalbarbo como las de la banda Central en la hoja de Adamuz, son erróneas, o bien a que la interpretación cartográfica de la Hoja de Espiel no es correcta. En cualquier caso es obvia la necesidad de aclarar la cuestión, para comprender la dinámica de esta región en la que se solapan materiales de dos unidades geotectónicas de importancia mayor, como son Ossa Morena y Centro-Ibérica.

B-3) *Conclusiones. -

Según los datos disponibles incluidos en las descripciones someras que hemos expuesto,

se matiza necesariamente la repartición propuesta para el Viseense por QUESADA, ROBARDET & GABALDÓN (1990), en donde los depósitos de dicha edad se desarrollarían al norte de la falla de Azuaga.

Est matización es necesaria al menos para el Viseense superior, como lo confirman los datos de la cuenca de Los Santos de Maimona (incluso Bienvenida y Casas de la Reina) y los indicios citados más al Sur, en la banda carbonífera del Pimpollar, cerca de Santa Olalla de Cala, íntimamente relacionados con la cuenca Autuniense del río Viar. Afloramientos de esta edad han sido citados incluso más al sur, en el extremo de la zona Sur-Portuguesa, cerca del Cabo de San Vicente y seguramente los hubo más al Norte, en la continuación de las zonas de Guadiato y los Pedroches en dirección NW-SE (RODRÍGUEZ, 1997, comunicación personal). Todos estos afloramientos comprenderían más o menos el mismo intervalo de edades coincidiendo con un evento de máxima transgresión regional en el Viseense superior.

El resto de afloramientos dinantienses (menos la pequeña cuenca continental Tournaisiense de Valdeinfierno) son escasos y de edades claramente pre-viseenses (Cerrón del Hornillo, Santa Olalla de Cala), más relacionados con la sedimentación flyschoide típica de la zona Sur-Portuguesa.

Entre los materiales dinantienses no contamos los de la banda central de la zona del Guadiato, que son los únicos conocidos que tienen edad Namuriense basal, ya que no han sido observados aún en continuidad con las series Viseenses propiamente dichas (ver más adelante análisis de dicha región), y podrían formar parte de una secuencia posterior.

A nuestro entender el asunto más difícil de perfilar, es la cinemática de detalle entre los diversos bloques o lo que es lo mismo la datación precisa de los movimientos de los diferentes desgarres, hecho que es por supuesto muy importante para una reconstrucción paleogeográfica con sentido. Para ello habría que precisar los datos bioestratigráficos hasta el punto de poder indicar qué intervalo de Viseense ocupa la sedimentación de cada afloramiento, al igual que ha podido hacerse en la cuenca carbonífera de los Santos de Maimona, que pese a poseer una considerable potencia de sedimentos corresponde a un estrecho intervalo de tiempo (parte inferior del Viseense superior, principalmente zona 15 de foraminíferos, ver RODRÍGUEZ, Ed., 1992) lo cual indica una gran velocidad de sedimentación y la posibilidad de haberse podido registrar en cuencas similares una diacronicidad aún no detectada.

C)**Geología de la cuenca de los Santos de Maimona* -

C-1)* Introducción -

Dado que el análisis de la cuenca carbonífera de los Santos de Maimona ha sido motivo de estudio en anteriores proyectos propios que ya están publicados, nos limitaremos aquí a presentar un resumen de la citada información y conclusiones, aunque dando algunos datos más específicos sobre los diferentes afloramientos con CRSSD y volviendo sobre algunas observaciones cartográficas no publicadas.

C-2)* Antecedentes de la cuenca -

En RODRÍGUEZ, Ed. (1992, pgs. 11-22), se ofrece unos detallados antecedentes elaborados a partir de las Tesis de licenciatura de J.L. SANCHEZ (1988) y S. FALCES (1991).

Las primeras citas se remontan a finales de la década de 1870, hace más de un siglo (GONZALO & TARIN, 1879). Desde un principio y hasta épocas recientes todos los trabajos, incluido este primero, son descripciones generales en las que se ofrecen algunos datos paleontológicos, principalmente destinados a datar los terrenos para síntesis cartográficas regionales.

Estos datos paleontológicos poco detallados, provienen o bien de los tramos calizos o bien de materiales carbonosos. En el primer caso corresponden a sedimentos marinos y suelen ser principalmente corales, braquiópodos y crinoideos. En el segundo caso están asociados a capas de carbón y son restos de macroflora.

Las dataciones con fósiles marinos de las unidades carbonatadas suelen indicar una edad Dinantiense sin más precisiones (GONZALO & TARIN, 1879; MALLADA, 1898; NAVARRO & LACAZETTE, 1922; ROSSO DE LUNA & HERNÁNDEZ PACHECO, 1955). Esto es así hasta que aparece el primer trabajo paleontológico de detalle; en dicho trabajo, ALTEVOGT (1966), estudia formas de rugosos coloniales probablemente provenientes de la unidad I (caliza de *Siphonodendron*), que clasifica como *Lithostrotion scoticum* y data como de edad Viseense medio.

El estudio de las unidades detríticas con capas de carbón mediante restos de macroflora (provenientes de la unidad 0), clásicamente dieron dataciones para los niveles carbonosos como de edad Namuriense, interpretando por tanto que los mismos eran posteriores a las unidades calizas Dinantienses (GONZALO & TARIN, 1879; MALLADA, 1898; NAVARRO & LACAZETTE, 1922; MALLADA, 1927; ROSSO DE LUNA & HERNÁNDEZ PACHECO, 1955).

Esta datación Namuriense para los restos de plantas ha sido utilizada por ultima vez en la cartografía 1:50.000 más reciente (ODRIOZOLA *et al.*, 1983; ARRIOLA *et al.*, 1983). Sin embargo en los trabajos de JONGMANS (1952, 1956), ambos totalmente paleontológicos, ya se indica una edad Carbonífero inferior sin más precisiones, pero que niega una posible consideración de estos restos vegetales como Namuriense. Más tarde WAGNER *et al.* (1983), con un poco más de precisión les da una edad Viseense.

A pesar de que ODRIOZOLA *et al.* (1983) datan los niveles con restos vegetales como Namuriense y los tramos calizos como Viseense (se añaden datos micropaleontológicos), llegan a interpretar correctamente la polaridad de la serie (es decir los niveles con capas de carbón en la base y los tramos carbonáticos hacia techo). Esta contradicción no impide que dicha cartografía sea de gran calidad y haya constituido la base de todos los estudios posteriores sobre la cuenca.

Estos datos han sido integrados en trabajos generales sobre la interpretación estructural y paleobiogeográfica del Carbonífero de Ossa Morena, de los que ya hemos hablado en el encuadre Geológico (GABALDÓN *et al.*, 1983; QUESADA & GARROTE, 1983; QUESADA, 1983; GABALDÓN *et al.*, 1985a, QUESADA, ROBARDET & GABALDÓN, 1990).

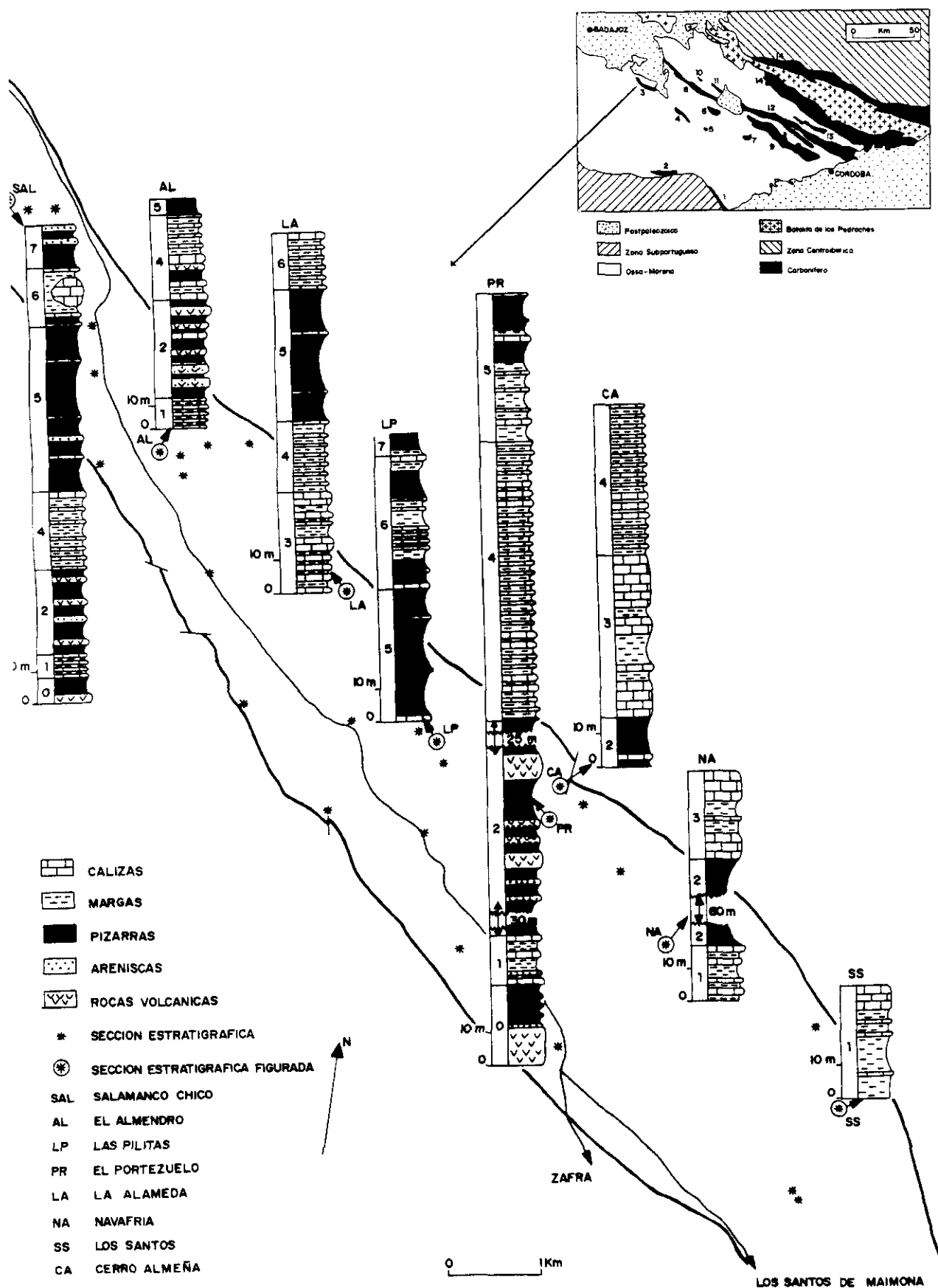


Figura 2: Cuenca de Los Santos de Maimona. Principales afloramientos con corales rugosos sin disepimentos y sucesiones estratigráficas de los mismos. (Modificado de RODRÍGUEZ *et al.*, 1992).

En el caso de nuestro equipo de investigación, los trabajos comenzaron también sobre la misma base. Así, el estudio de la estratigrafía de las unidades carbonáticas se realizó seleccionando los mejores cortes, algunos de ellos ya citados en el MAGNA. Del levantamiento detallado de numerosas columnas (fig. 2), se han ido definiendo las unidades de las que hablaremos durante toda esta Tesis, perfiladas ya desde los primeros trabajos (SANCHEZ *et al.*, 1988), y que fueron siendo completadas posteriormente con datos de las zonas central y noroeste (SANCHEZ *et al.*, 1991 y RODRÍGUEZ, Ed., 1992), con el resultado final de la definición de ocho unidades litoestratigráficas numeradas de 0 a 7.

La cartografía de detalle de las citadas unidades (FALCES, 1991, Tesis de Licenciatura, inédita y RODRÍGUEZ, Ed., 1992) ha sido especialmente complicada en las zonas central y noroeste, donde la calidad de los afloramientos es menor y la cartografía previa poco acertada (MUELAS & SOUBRIER, 1977 y ARRIOLA *et al.*, 1983).

A la par que estos estudios, fuimos completando análisis paleontológicos detallados de los grupos fósiles presentes en las unidades carbonáticas. Éstos se refieren principalmente a Foraminíferos, Algas, Corales rugosos (con y sin disepimentos, así como Heterocorales) y Braquiópodos, aunque también se han realizado análisis menos detallados del resto de grupos presentes (Moluscos, Briozoos, Equinodermos, Peces, Espongiarios, Ostrácodos, Conodontos, Tabulados, Ostrácodos).

Estos análisis, complementados por estudios de la sedimentología en las diferentes unidades carbonáticas (RODRÍGUEZ, Ed., 1992, RODRÍGUEZ *et al.*, 1993), dan interpretaciones paleoambientales muy ajustadas así como un modelo de evolución para la sedimentación de la cuenca. Además se presenta una datación muy precisa (mitad inferior del Viseense superior para las unidades 1 al 7), basada y corroborada por todos los grupos fósiles analizados.

A la par que nosotros, un equipo de investigación de la Universidad de Badajoz, ha realizado estudios paleontológicos de detalle principalmente centrados en las unidades detríticas (las unidades denominadas por nosotros 0 y 7). Dichos estudios se refieren a Acritarcos y Palinomorfos de la unidad 0 (VALENZUELA *et al.*, 1990) y a Cefalópodos y Trilobites de la unidad 7 (PALACIOS GONZALEZ *et al.*, 1990). El modelo de evolución de la cuenca propuesto en dichos trabajos, así como la datación realizada, resulta bastante diferente a nuestras conclusiones. Así, teniendo en cuenta que en ambos casos se está de acuerdo con la polaridad de la serie propuesta por ODRIOZOLA *et al.* (1983):

-Nosotros interpretamos una cuenca de evolución netamente transgresiva de edad Asbiense (la unidad 0 podría haber comenzado su sedimentación durante la parte alta del Viseense medio).

-Mientras que ellos interpretan una cuenca de evolución regresiva con un intervalo de edad que abarca desde el Devónico superior-Tournaisiense inferior para la unidad 0, hasta el Tournaisiense superior (y quizás la base del Viseense inferior) para la unidad 7.

Las últimas publicaciones presentan datos e interpretaciones sobre los procesos tafonómicos (FALCES & RODRÍGUEZ, 1993), distribución de las asociaciones de corales (RODRÍGUEZ & FALCES, 1994), bioestratigrafía (RODRÍGUEZ *et al.*, 1993), o sedimentología (RODRÍGUEZ, *et al.*, 1994), sin que se haya publicado hasta la fecha otros trabajos.

C-3)* Ubicación y aspectos generales (fig. 2).-

La cuenca de los Santos de Maimona es un pequeño retazo de carbonífero con forma alargada situado entre terrenos metamórficos del Cámbrico y Precámbrico en las cercanías de de Zafra (fig. 2). Este afloramiento fusiforme con dirección principal NW- SE, alcanza una dimensión de 11Km de longitud por 1 a 3 Km. de anchura. Las poblaciones más cercanas son, en su extremo sureste, los Santos de Maimona y ya en la zona noroeste, pegada al borde sur, el pueblo de Feria. Además la cuenca está atravesada en toda su longitud por la carretera nacional Badajoz-Córdoba.

La estructura de este afloramiento carbonífero resulta parecida a una silla de montar: los materiales más modernos sólo afloran en la parte central, coincidiendo con los terrenos topográficamente más bajos; a ambos lados, en zonas más elevadas, aparecen materiales más antiguos. Esta estructura divide la cuenca en tres zonas:

- La zona sureste, la más alta topográficamente, posee los mejores afloramientos y las unidades diferenciadas en la estratigrafía de la cuenca alcanzan en ella sus mayores espesores.

- La zona central sin embargo es la parte más llana y deprimida, estando ocupada en su mayor parte por la unidad detrítica superior, de modo que sólo puede observarse la continuidad de las unidades inferiores siguiendo un estrecho corredor que aparece pegado al borde norte de la cuenca.

- En la zona noroeste vuelve a levantarse el terreno y afloran las unidades inferiores, aunque ahora los afloramientos son de peor calidad y dichas unidades han cambiado sus características generales, destacando un descenso neto en los espesores.

Como ya dijimos en los antecedentes, el esquema de referencia de unidades y estratigrafía se ha realizado en la zona sureste y las conclusiones se han extendido de un modo comparativo a las otras dos zonas.

C-4)* Descripción de las unidades y su correlación entre las zonas sureste y noroeste. Interpretación de los medios de sedimentación (figs. 2 a 6).-

C-4-1)* Unidad cero (fig. 2).-

Las características básicas que se le asignan a esta unidad han sido deducidas del estudio de la sección de Portezuelo-0, la continuación por la base de la columna de Portezuelo-1, en la zona sureste (ver fig. 2). Los niveles estudiados en esta zona tienen una potencia aproximada de 700m y ocupan el núcleo de dos grandes anticlinales que son los que dominan la cartografía de toda la zona.

La sucesión está formada por sedimentos detríticos en general de tipo volcanoclástico intercalados con alguna colada volcánica de tipo dacítico y textura porfídica. Los niveles detríticos son grauváquicos y preferentemente limolíticos. En algunas partes a techo de la unidad son frecuentes los cementos carbonáticos que pueden dar lugar a niveles nodulares.

En la parte media-alta de la sección aparecen niveles con carbón que fueron explotados en la 1ª mita del siglo. Dicha explotación hace tiempo que no es rentable debido al bajo nivel energético y al estado de tectonización de los carbones antracíticos encontrados (ver ODRIOZOLA *et al.*, 1983). Asociados a estos niveles carbonosos, es donde son más abundantes los restos fósiles de plantas, clasificados por WAGNER *et al.* (1983), como Viseense. Además de estos de plantas son corrientes restos de acritarcos en la parte alta de la columna (VALENZUELA *et al.*, 1990).

Los términos conglomeráticos o brechoides no aparecen en toda la columna en esta zona sureste. La única excepción la constituye un extenso afloramiento de brechas pegado al borde sur de la zona, cerca ya de los Santos de Maimona, que fue considerado como un nivel de brechas

basales en la cuenca (ODRIOZOLA *et al.*, 1983), pero que contiene cantos provenientes de la unidad uno y es por tanto posterior a la misma (ver VALENZUELA *et al.*, 1990).

La correlación entre las características de este tramo cero y las características del mismo en la zona noroeste, en donde vuelve a aflorar, son significativas:

- Disminuye la potencia desde los 700m estimados hasta no más de 200m.
- Aumenta claramente el tamaño de grano de los niveles volcanoclásticos, siendo corriente observar paquetes de conglomerados.
- No se observan indicios de niveles de carbón, o más o menos carbonosos en toda la zona.
- En los últimos afloramientos, cerca ya de la carretera que lleva al pueblo de la Vid, aparecen niveles de rocas metamórficas en el núcleo de un anticlinal que parecen representar el zócalo precarbonífero sobre el que se apoya esta unidad.

Todas estas características indican que las zonas más proximales de la sedimentación se situaron al noroeste, estando la zona sureste más cercana a mar abierto, de modo que la formación de los niveles con carbón debieron ser más bien de origen parálico, situadas en zonas sedimentarias de transición. Esto parece coincidir con la presencia de acritarcos en la columna de Portezuelo-0 (VALENZUELA *et al.*, 1990), así como con la progresiva marinidad de la sedimentación hacia el techo, que llega a culminar con la la sedimentación de la unidad uno, como ahora veremos.

C-4-2) *Unidad uno (fig. 3).-

Esta unidad ha sido la más extensamente estudiada de todas las unidades carbonáticas (RODRÍGUEZ, Ed., 1992, pags. 52-67 y RODRÍGUEZ *et al.*, 1993) quizás porque su abundante contenido paleontológico y su excelente estado de conservación hace que sea un ejemplo espectacular, en este caso de llanura arrecifal con niveles bioconstruidos, difícil de observar en otros afloramientos de Ossa Morena. Las columnas donde la unidad está mejor representada son la sección del cerro de los Santos (cercanías del pueblo de Los Santos) y la sección de Navafría, en la parte noroeste de Sierra Cabrera (fig. 2, fig. 3).

En la colina de los Santos la unidad alcanza su mayor espesor, con 35 m. de potencia y está formada por una alternancia de calizas y margas, entre la que destacan los niveles bioconstruidos, con braquiópodos gigantoproductidos y abundantes colonias de *Siphonodendron*, así como tabulados syringopóridos, algas y briozoos, donde también son abundantes corales solitarios con disepimentos, otros braquiópodos, moluscos (especialmente gasterópodos), ostrácodos y foraminíferos.

La secuencia en la colina de los Santos, ha sido sedimentológicamente dividida en dos subunidades. La inferior comprende los primeros 23 m. de litología predominantemente margosa y asociaciones de facies de llanura arrecifal, que representan secuencias de somerización con nivel de energía moderada, mientras que la superior, con 12m de potencia, corresponde a caliza biostromal y bioclástica en la que se observan asociaciones de facies de llanura arrecifal con tormentas episódicas, con un mayor grado de energía.

La colonización de los fondos suele comenzar con extensos pavimentos de braquiópodos gigantoproductidos que suministran un fondo duro sobre el que pueden crecer las colonias de *Siphonodendron*. Asociadas a las mismas aparecen otros organismos faceloides, como tabulados syringopóridos, algas filoides y briozoos. Estos niveles bioconstruidos aparecen muchas veces enrasados y aparentemente alterados por exposición subaérea, con la consiguiente deducción de una lámina de agua muchas veces exigua. Otras veces las superficies superiores de los niveles bioconstruidos son erosivas, dando paso a acumulaciones de colonias fragmentadas (algunas de ellas simplemente invertidas o volcadas) que son interpretadas como niveles de tormenta.

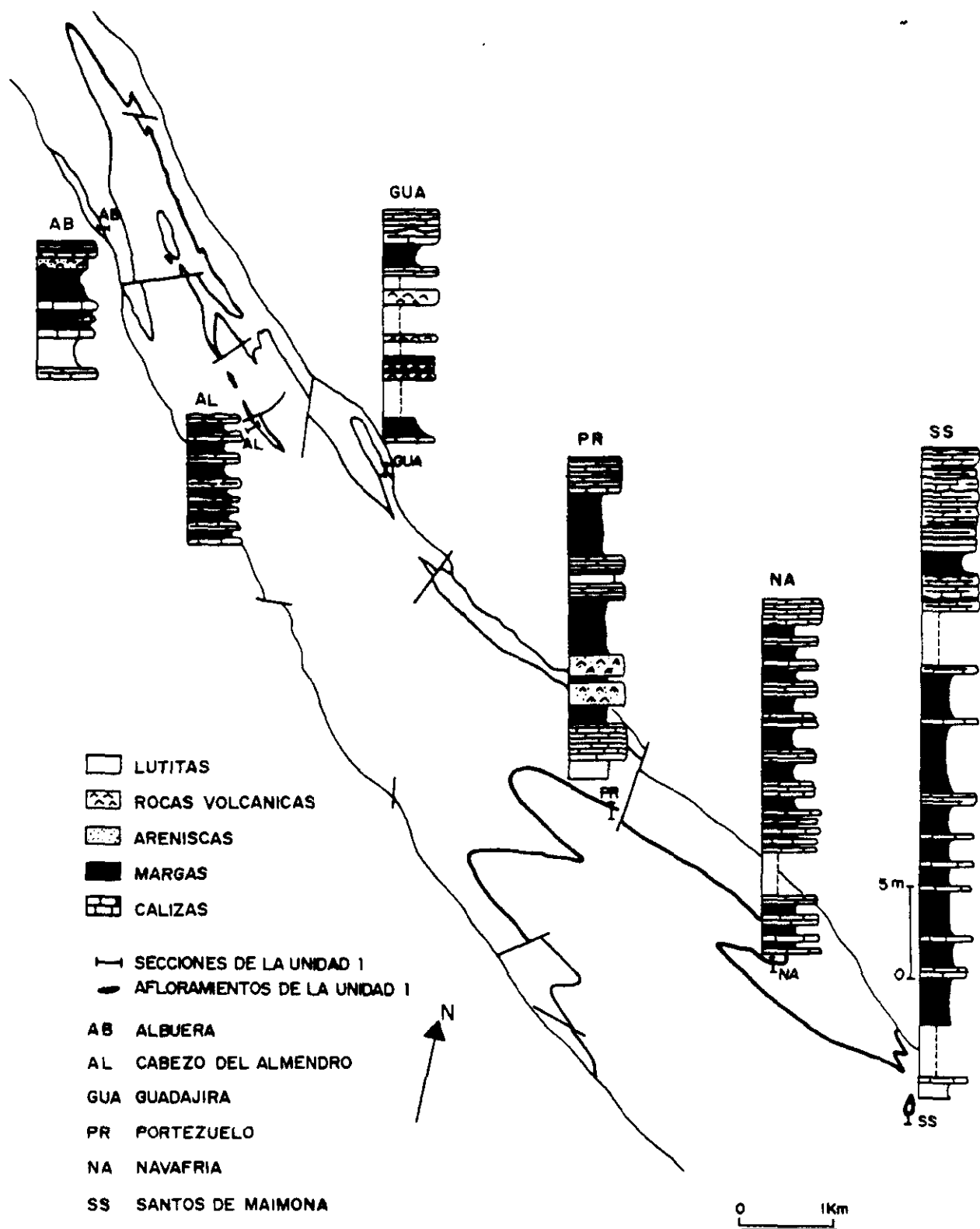


Figura 3: Distribución de afloramientos de la Unidad 1, con representación de algunas de las secciones más significativas. (Modificado de RODRÍGUEZ *et al.*, 1992)

Las características de la unidad en el cerro de los Santos, varían hacia el norte de varios modos. En general hay una evidente pérdida de espesor y de contenido en carbonato (en la Albura no se llega a superar los 6m y los niveles duros son escasos) e incluso en algunos puntos el tramo completo puede desaparecer a favor de una colada volcánica (en el borde norte de la zona central en las cercanías de los afloramientos denominados Guadajira II y Guadajira-El Almendro). Por otro lado, decrece el tamaño y la abundancia de los bioconstructores y aumenta el desarrollo de la fauna acompañante (briozoos, gasterópodos, corales solitarios). Además, los niveles bioclásticos son proporcionalmente más importantes hacia el noroeste, aunque el tamaño de los bioclastos es algo menor (es decir son más maduros).

Interpretamos que esta unidad (de edad ya Viseense superior) corresponde a la colmatación de la cuenca parálisis (unidad 0) que se habría formado con anterioridad (seguramente durante la parte alta del Viseense medio).

C-4-3) * Unidad dos (fig. 2).-

La unidad dos es una unidad de características volcanoclásticas que llega a alcanzar hasta 110m de potencia en la columna de Portezuelo-1, aunque al igual que sucede con el resto de las unidades, este espesor disminuye hasta más de la mitad en la zona noroeste (50m medidos en el corte del Almendro I).

En los diferentes afloramientos es corriente encontrar paquetes competentes de volcanitas con distintos aspectos que deben corresponder a materiales volcanoclásticos más o menos maduros y cementados. Los niveles calizos son escasos y muchas veces azoicos, aunque otras veces se identifican en lámina delgada varios tipos de componentes (briozoos, algas, ostrácodos, foraminíferos). En los niveles limolíticos es corriente observar restos de plantas flotados, aunque los colores de los sedimentos nunca son tan oscuros como en la unidad cero y no parece haber existido situación formadora de carbón en ningún momento.

En conjunto esta unidad es interpretada como el relleno inicial de la cuenca que está siendo de nuevo tectónicamente reactivada.

C-4-4) * Unidad tres-cuatro (fig. 4 y 5).-

En los bordes nororiental y suroccidental de la cuenca, se desarrollan calizas masivas bioclásticas intercaladas con calizas tableadas y margas directamente sobre la unidad 2, en lo que constituye la unidad tres, que en su máximo espesor (Cerro Armeña) puede alcanzar 40m (fig. 4).

A techo de la unidad 3, comienza a desarrollarse cada vez con más regularidad, una alternancia de calizas encriníticas en bancos decimétricos y limolitas, que en cerro Armeña alcanza también 40-50 m de potencia y que constituye la unidad 4 (fig. 5).

Allí donde no aparecen niveles típicos de la unidad 3, la unidad 4 se dispone directamente sobre la unidad 2 y alcanza mayor espesor. Tal es el caso de la columna de Portezuelo-1 con 100m de potencia.

Esto parece significar que la unidad 3 es un cambio lateral de facies de la base de la unidad cuatro, situado preferentemente en zonas de borde de la cuenca (también al otro lado en los afloramientos de la Sierra del Águila) y es uno de los criterios que nos hizo deducir que efectivamente estábamos ante los depósitos de una cuenca sedimentaria independiente.

Las facies observadas en ambos conjuntos definen medios de sedimentación muy concretos. Así en la unidad tres, el aspecto masivo se debe al desarrollo de niveles de caliza lenticulares imbricados unos con otros y cuya textura interna suele variar entre packstone y grainstone. Estas facies, con sus variaciones laterales a términos más tableados y zonas margosas, son interpretados como correspondientes a barras o bajíos arenosos, típicos de zonas muy someras dentro de una plataforma carbonatada. En ellas son abundantes los foraminíferos y

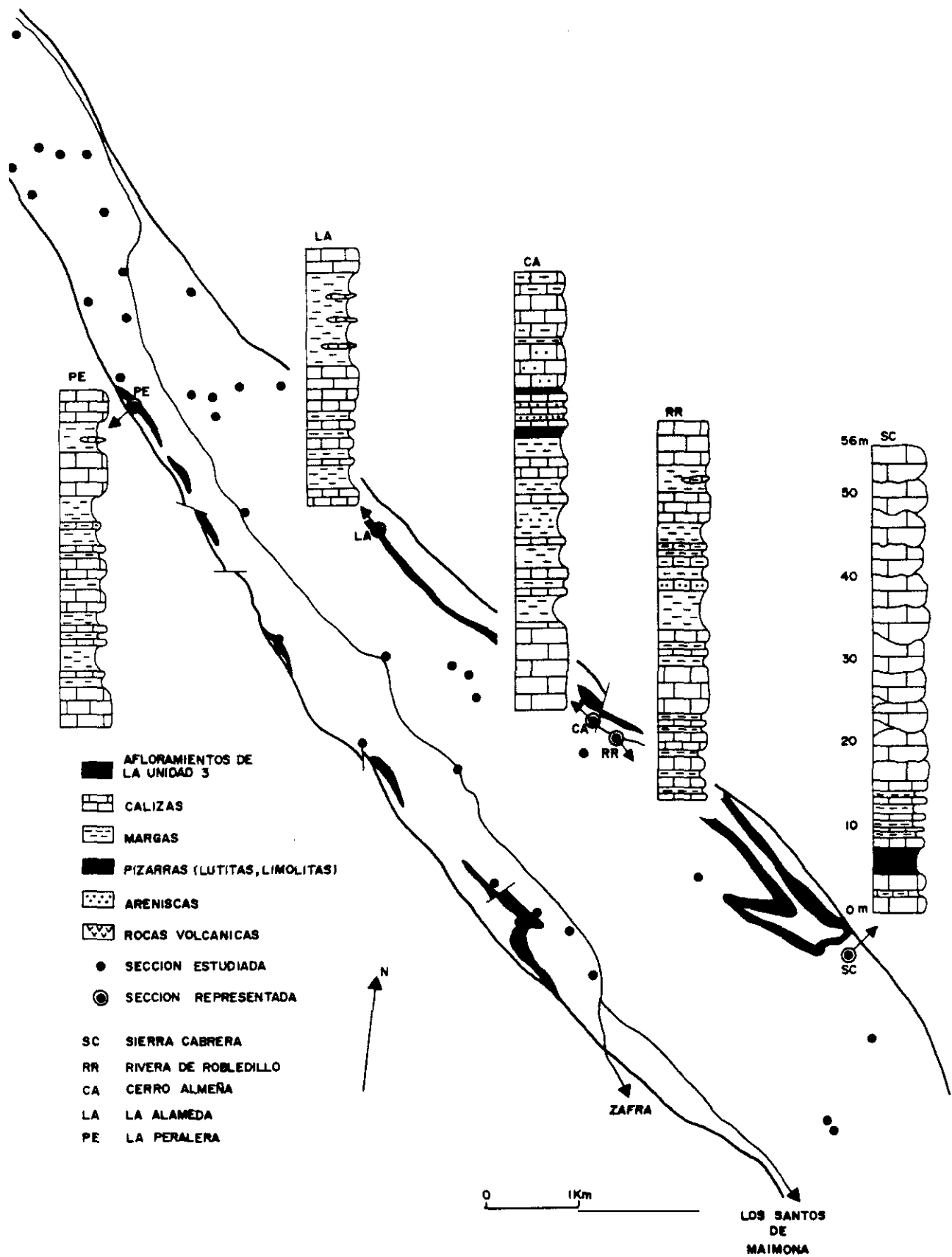


Figura 4: Distribución de afloramientos de la Unidad 3, con representación de algunas de las secciones más significativas. (Modificado de RODRÍGUEZ *et al.*, 1992).

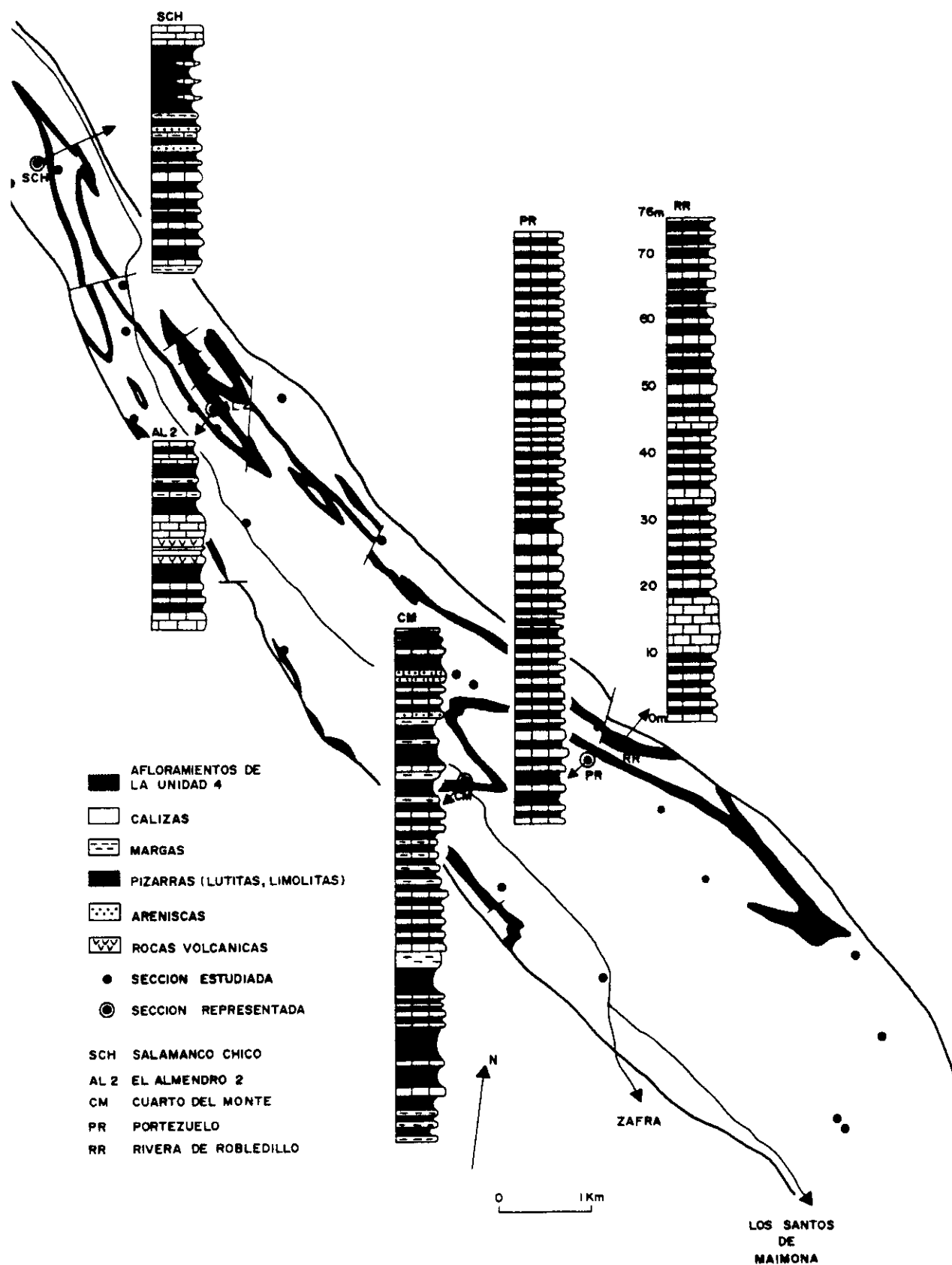


Figura 5: Distribución de afloramientos de la Unidad 4, con representación de algunas de las secciones más significativas. (Modificado de RODRÍGUEZ *et al.*, 1992).

también hay bastante desarrollo de corales coloniales y solitarios dispersos. En la parte más alta de la unidad pueden aparecer corales sin disepimentos, como los que estudiaremos en Sierra Cabrera o en Cerro Armeña. El hecho de que constituyan una variación lateral de la unidad 4 revelan la existencia de un umbral en la plataforma.

Las calcarenitas de la unidad cuatro son interpretadas como secuencias turbidíticas carbonatadas constituídas básicamente por los términos A, B y E de la secuencia de Bouma. Dichas secuencias son incompletas y en ellas predominan las capas gradadas de base y techo planoparalelos. Esta sedimentación correspondería al depósito en un talud suave (no se observan fenómenos de deslizamiento), en el que alternan periodos tranquilos de decantación (niveles limolíticos) seguidos de episodios de mayor energía que retrabajan los materiales de zonas más someras. Estos periodos de mayor energía parecen ser consecuencia de episodios de tormentas o pequeñas sacudidas sísmicas. En la parte alta de la unidad 4 aparecen al menos en dos puntos de la cuenca (en Cerro Armeña y en la Alameda) asociaciones de corales sin disepimentos con características peculiares.

Las facies de esta unidad varían de las zonas del borde de la cuenca (por ejemplo en Cerro Armeña) a secciones más cercanas al eje de la misma (por ejemplo Portezuelo o Cuarto del Monte). En esta variación se observa una disminución progresiva en el tamaño de grano. Además existe una variación hacia la parte noroeste, en la que se observa una pérdida drástica de espesor en la sucesión, así como una pérdida en la composición carbonatada de los niveles (en el afloramiento de los Linares, esta unidad está prácticamente sustituida por sedimento calco-margoso).

Por último cabe señalar que durante la sedimentación de la unidad 3-4 no se observan ya niveles vulcaníticos ni volcanoclásticos, aunque ciertamente, sobre todo en las secciones más pegadas al borde de la cuenca, la fracción lítica de las calcarenitas suele contener una gran cantidad de fragmentos de roca que indican todavía un área fuente claramente volcanoclástica.

C-4-5) * **Unidad cinco**(fig. 2).-

La alternancia de la unidad 4, pasa hacia techo a lutitas pizarrosas con algunos niveles intercalados de margas, calcarenitas margosas e incluso algún nivel arenoso. Estas características hacen que por lo general la unidad se presente cubierta, de modo que los datos sobre la misma son escasos (principalmente la columna de las Pilitas III).

Las características son similares a las de la unidad cuatro, pero una mayor proporción de términos lutíticos parecen caracterizar zonas más distales de la cuenca.

C-4-6) * **Unidad seis** (fig. 6).-

Esta unidad, cuyos cortes más representativos son los de las Pilitas I y II en la zona centro y Mogotes-3 a 6 en la zona noroeste, supone una vuelta a la alternancia calcarenítica de la unidad 4 (misma composición bioclástica y lítica), aunque con desarrollo de asociaciones de facies peculiares. Lo que es esencialmente novedoso es la aparición de niveles deslizados, que en Mogotes llegan a convertirse en bloques olistolíticos. Son abundantes los términos brechoideos más o menos margosos, que normalmente contienen una gran cantidad de fauna y donde están las asociaciones más abundantes y variadas de corales sin disepimentos de toda la cuenca.

La interpretación de estos últimos episodios carbonatados implica zonas del talud claramente más inestables (cambio de pendiente) que dan lugar a deslizamientos y niveles olistolíticos, donde la reelaboración observada es algo más importante que en el resto de las unidades (ver cap. VIII de Tafonomía). Suponemos que estas zonas inestables aparecen en partes más distales del talud, o bien en una zona de nuevo talud, formado por el rejuvenecimiento de zonas de fractura anteriores (esta última posibilidad sin embargo no se ve apoyada por la aparición de niveles volcanoclásticos importantes como observábamos en la unidad 2).

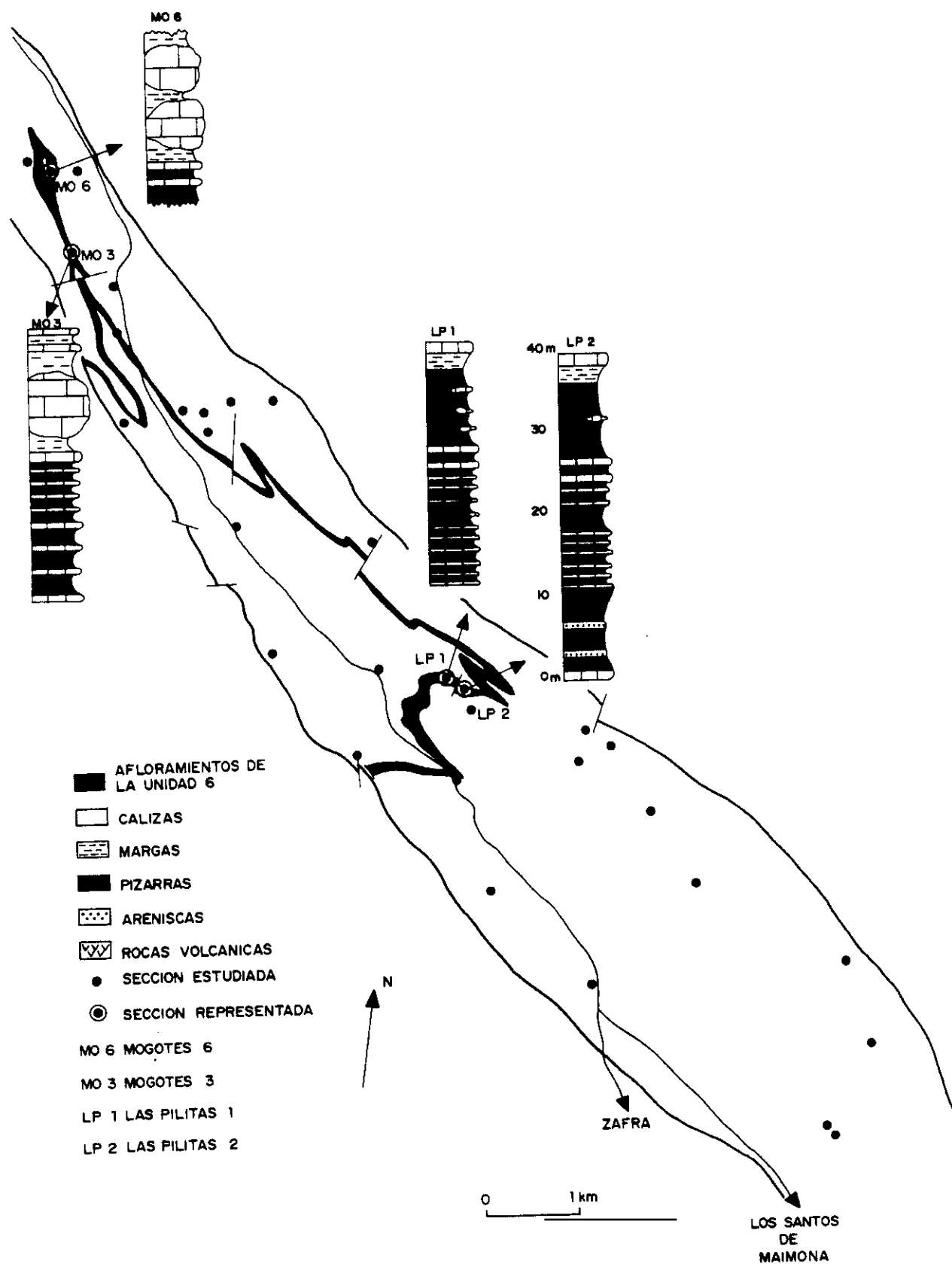


Figura 6: Distribución de afloramientos de la Unidad 6, con representación de algunas de las secciones más significativas. (Modificado de RODRÍGUEZ *et al.*, 1992).

C-4-7) * *Unidad siete* (fig. 2).-

Esta unidad ocupa la zona central de la cuenca y es de índole marcadamente detrítica, continuando la tendencia ya observada en la unidad 5. Al contrario que en aquella, en la unidad 7 los niveles carbonáticos son realmente muy escasos y de aspecto lentejonar, siendo lo más corriente los niveles lutíticos pizarrosos y las areniscas, apareciendo incluso en algún caso pasadas de conglomerados intraclásticos, donde los componentes son clastos pizarrosos de esta misma unidad.

El contenido paleontológico puede ser localmente abundante y en él abundan principalmente los goniatites. En estos conjuntos fósiles, que forman acumulaciones importantes en algunas zonas de los niveles pizarrosos y que quizás corresponden a acumulaciones de una naturaleza similar a las de la unidad 6, también puede recuperarse abundante fauna de trilobites, crinoideos, braquiópodos, briozoos e incluso corales solitarios, aunque ciertamente la conservación de esta fauna es marcadamente distinta y sólo observamos moldes internos y externos tapizados de óxidos de los restos carbonáticos originales, que han sido completamente disueltos.

La composición de este sedimento, culmina la tendencia observada en la unidad cinco hacia términos detríticos de tipo arcósico, de modo que en ellos ya no observamos ningún componente vulcanoclástico y menos aún vulcanítico.

Estas facies parecen indicar una fase terminal en el relleno de la cuenca, representando quizás el momento de mayor transgresión y también la sedimentación en la zona más distal de la cuenca.

C-5) * Algunos detalles sobre la estructura de la cuenca. -

A parte de las características sedimentológicas de las unidades estratigráficas diferenciadas también es importante para la comprensión de la cuenca, hacer mención de un cierto número de observaciones cartográficas y estructurales realizadas durante nuestras investigaciones en la zona.

El régimen transtensivo que dió lugar a la cuenca sedimentaria, debió cambiar a transpresivo sólomente una vez se hubo sedimentado la última de las unidades, ya que si no, observaríamos testigos de la erosión de la unidades inferiores hipotéticamente plegadas y levantadas en los bordes de la cuenca, incluidas en el sedimento de la unidad 7. Por el contrario, como hemos explicado más arriba, dicha unidad permanece libre de componentes previos a ella misma, e incluso los escasos niveles conglomeráticos observados son intraformacionales.

Un conjunto de observaciones importante para comprender la estructura de la cuenca, consiste en la comparación entre los dos bordes longitudinales de la misma:

-El borde norte.- Este borde es tectónico y suele estar asociado en numerosos puntos con afloramientos de vulcanitas que hasta la fecha no han sido estudiadas. Los materiales que afloran pegados a dicho accidente, están afectados por un plegamiento muy intenso, que sin embargo se atenúa hacia el eje de la cuenca. En algunos puntos, como es en Cerro Armeña-Portezuelo, observamos pliegues bastante cerrados que muestran el flanco norte invertido. Además en dicho flanco, preferentemente en las alternancias de calcarenitas y margas de la unidades 4, son corrientes los pliegues disarmónicos, que alcanzan su máxima expresión en el sector de la Alameda. En Sierra Cabrera estas características van además asociadas a zonas de intensa dolomitización.

Todas estas características parecen indicar que en este borde ha funcionado como una falla en parte inversa y en parte de desgarre. Este tipo de movimiento es el responsable de la deformación mucho más intensa en las cercanías de la falla y se corresponde también con la amortiguación de esta alteración hacia el centro de la cuenca, como veremos más adelante.

-El borde sur.- Este borde es también tectónico pero son varias las diferencias con el borde norte que nos hacen pensar que su naturaleza es diferente. Todo el contacto sur está caracterizado por presentar escamas tectónicas incongruentes con la estructura normal del pelgamiento, adosadas al mismo (fig. 4). Estas escamas están presentes en toda la zona de la Sierra del Águila y quizás el afloramiento del conglomerado brechoide cercano a los Santos y que fue interpretado por ODRIOZOLA *et al.* (1983), como un conglomerado de base de la cuenca, pero que contiene cantos carbonáticos de unidades superiores, probablemente tenga un origen similar.

Estas escamas son especialmente llamativas una vez superado el cierre del segundo anticlinal, más allá del afloramiento denominado de la Boca del Diablo. En una zona llana pegada al borde de la cuenca y en pleno afloramiento de materiales de la unidad 7, aparece un retazo de serie carbonatada que contiene facies típicas del tramo 3 relacionadas con niveles tabledos quizás también identificables con niveles de la unidad 4. Lo más llamativo en este afloramiento que hemos denominado de las Herreras, es que la polaridad que indica el orden estratigráfico en las mismas no está de acorde con lo que debería ser si consideramos que estos niveles son continuación natural de los observados en el cierre anticlinal de la Boca del Infierno. La única explicación, es que este afloramiento es una escama tectónica arrastrada desde el otro flanco del anticlinal a favor de un movimiento de desgarre importante.

Otros afloramientos un tanto incongruentes con las necesidades espaciales de las unidades definidas en la zona, afloran a todo lo largo de la falla y sólo en el caso de la Peralera observamos pliegues disarmónicos similares aunque menos intensos, a los de el flanco norte.

Nuestra interpretación es que este borde tectónico tiene una componente de desgarre mucho más importante que el borde norte, mientras que la componente compresiva es de menor entidad.

Si observamos la dirección de los pliegues principales de la cuenca, que consisten en dos anticlinales (el del Portezuelo y el de la Boca del Infierno), vemos que sus direcciones son oblicuas al eje mayor de la cuenca con el que forman un ángulo de aproximadamente unos 25-30° e indican un giro en los esfuerzos, que implica que el giro fue contrario a las agujas del reloj.

La razón en la asimetría supuesta para la actividad del desgarre en los dos bordes podría ser debida quizás a la misma forma de la cuenca, en cierto modo bastante triangular, en el sentido de que es mucho más ancha al sureste que al noroeste. Esta idea cuadra bastante bien con la observación realizada respecto a la unidad cero en la zona noroeste, en cuyo extremo observábamos materiales en el núcleo de un anticlinal interpretados como el basamento aflorante.

El movimiento en dirección que pensamos se relaciona preferentemente con el borde sur quizás estaría relacionado con el emplazamiento de la unidad cabalgante de Alconera-Arroyomolinos sobre la unidad Zafra, cuyo movimiento entonces podría datarse como producido probablemente durante la parte alta del Viseense superior (nunca anterior).

D)*Geología de la región del Guadiato -

D-1)* Introducción general -

En comparación con la cuenca de los Santos, la zona de Guadiato es mucho más compleja, empezando por su gran extensión y continuando por su complejidad estructural y por ser de las pocas zonas de Ossa Morena que, además de Dinantiense, posee sedimentos del Carbonífero medio y superior, que aún en la actualidad se siguen explotando para la obtención de carbón.

Nuestro equipo de investigación ha comenzado estudios paleontológicos de detalle (más o menos desde 1994), centrándolos en la zona de afloramientos que se encuentra entre las poblaciones de Peñarroya-Pueblo Nuevo y Villaharta y que corresponden a la mitad noroccidental de la cuenca.

La geología y estratigrafía detalladas, no han sido una de las labores de esta Tesis, ya que dichos trabajos están siendo realizados por otros miembros del equipo. De este modo, los datos y descripciones que presentaremos aquí son extractos de otros trabajos nuestros ya realizados o que actualmente están en curso de ser presentados.

D-2)* Antecedentes -

Como acabamos de decir en la introducción, esta región es compleja y de mucha mayor extensión, además de contener la cuenca de carbón más importante de toda la zona sur de la Península. De este modo, esperaríamos una gran cantidad de trabajos dedicados a su estudio, sin embargo esto sólo es así en las últimas décadas y aún en estos casos los trabajos de detalle son poco importantes.

La primera cita de la que tenemos constancia se remonta a PARRÁN (1876), que se ocupa principalmente de los terrenos hulleros entre Peñarroya y Espiel, que conocemos actualmente como la cuenca Westfaliense de Guadiato. Sin embargo, el primer trabajo donde se cita Carbonífero inferior (en facies "Culm"), también en estas mismas zonas, es MALLADA (1898), y algo más detalladamente MALLADA (1827).

Algo más tarde, MALLADA & CARBONELL (1914), llegan a definir una primera zonación para la cuenca. CARBONELL (1920), estudia por primera vez la continuación de la cuenca hacia el sector comprendido entre Villaharta y Adamuz. CARANDEL (1922), también en la zona de Adamuz, hace un primer estudio paleontológico de calizas encriníticas (caliza marmórea recogida en el cruce de carreteras de Adamuz a Villanueva y Montoro, margen derecha del Arroyo de las cuevas), en donde distingue varios grupos fósiles entre los que destaca a los foraminíferos, datando dichas calizas como Dinantiense.

LÓPEZ AGÓS (1923), estudia con un mayor detenimiento el carbonífero en los alrededores de Belmez y divide la zona en tres bandas, una primera de calizas Dinantienses, una intermedia que denomina el "hullero inferior o Culm" y por último los conglomerados y pizarras ricas en carbón que data como Westphaliense superior-Estefaniense inferior.

En todos estos casos de citas antiguas, resulta complicado correlacionar exactamente la correspondencia de las unidades distinguidas en ellos con las unidades que posteriormente han sido definidas. Para esto habría que estudiar detenidamente los citados trabajos y ver de qué modo pueden interpretarse más certeramente sus indicaciones. En cualquier caso, lo más relevante es quizás la escasez de trabajos especializados, máxime cuando en la región se desarrolla una cuenca productora de carbón.

Las primeras citas algo más detalladas comienzan a aparecer a partir de los años 60. WEISFLOG (1963), tal y como se cita en PÉREZ LORENTE (1979), divide los afloramientos calcáreos en tres tramos que comprenderían desde la parte alta del Viseense medio (zona S2 de las cuencas inglesas) hasta el Viseense superior alto (subzona D-3 de la misma escala). Este trabajo debe referirse a los afloramientos de caliza masiva de la Sierra del Castillo, aunque no podemos precisar ni comentarlo como merecería, ya que aún no hemos podido estudiarlo directamente.

CABANÁS (1963, 1964), rectifica parte de la cartografía de los trabajos de CARBONELL (*Opp. cit.*) en la zona de Adamuz, además de describir nuevos terrenos carboníferos en los alrededores del Arroyo Linares, al este de los Pradillos.

De nuevo en la zona de Peñarroya-Belmez, ORTUÑO (1971), habla por primera vez de cuenca del Guadiato, estudiando principalmente la banda Westphaliense rica en carbón. Fuera de esta banda, describe también materiales carboníferos en los que estudia lentejones carbonáticos con distintas asociaciones de foraminíferos que datan una parte de la sucesión como Tournaisiense-Viseense inferior (¿quizás se refiere a los lentejones calizos de la banda meridional?) y otra parte como Viseense superior-Namuriense, en donde también se estudia la flora (¿quizás se refiere a parte de los depósitos de la banda central?).

ARMENGOT & MARTÍNEZ (1972), publican los datos micropaleontológicos de la hoja del MAGNA 1:50.000 correspondiente a la localidad de Montoro (nº 903) en la zona de Adamuz, en donde estudian seis afloramientos diferentes, que dan un intervalo de edad entre el Viseense medio-Viseense superior, e incluso en algún caso la base del Namuriense. Otro estudio micropaleontológico con foraminíferos también situado en la misma zona de Adamuz, es el de CROUSILLES *et al.* (1976), en el que se distinguen tres bandas, una septentrional (del río Guadalbarbo) de edad Viseense superior subzonas V3b al c, otra intermedia (Adamuz) de edad V3c y una meridional (Peñas Rubías) de edad Namuriense inferior, zona E1.

En su Tesis Doctoral sobre la Sierra de Córdoba, LIÑÁN (1978), estudia los carboníferos continuación hacia el sureste de la zona de Adamuz (ver también RAMÍREZ COPEIRO, *et al.*, 1973). Este estudio se caracteriza por la distinción que el autor realiza entre diferentes cubetas o cuencas carboníferas que considera en cierto modo independientes. Estas son la del Santuario de los Linares, la de las Albertillas, la de los Llanos del Conde y la de Villafranca. En todas ellas la datación no llega a ser demasiado precisa, aunque el autor realiza un estudio paleontológico general en el que incluye alguna cita de corales rugosos.

En otra Tesis Doctoral, la de PÉREZ LORENTE (1979), se definen formalmente como unidades litoestratigráficas, tres bandas cartográficas en todo el conjunto, asentando los datos dispersos de autores anteriores, referidos a tres tipos principales de materiales que podemos observar en Guadiato. Estas tres unidades son:

- La banda situada en posición más meridional, es denominada culm de la Alhondiguilla y considerada como correspondiente a sedimentación turbidítica al igual que ya habían señalado con anterioridad ALMARZA *et al.* (1973). Hacia la base de esta sucesión, aparecen niveles carbonáticos lenticulares que son datados como Viseense superior.

- La banda central o intermedia, que define como una sucesión de arenas finas, con niveles lutíticos y calizos, entre los que distingue calizas conglomeráticas y otras con abundante contenido en materia orgánica y cuyos principales afloramientos sitúa en el conjunto de la Sierra del Castillo-Sierra de la Estrella. La datación que supone para esta banda en los materiales calizos es de Viseense superior.

- La banda septentrional no es estudiada en detalle pero se corresponde con la banda rica en carbón de edad Westphaliense.

Un estudio micropaleontológico de detalle centrado en afloramientos de la banda central en la zona cercana a Peñarroya, es el desarrollado por MAMET & MARTÍNEZ (1981). En este trabajo se diferencian dos principales tipos de sucesiones, por un lado una sucesión de calizas de edad Viseense (Viseense superior temprano, zonas 14 y quizás 15) y por otro, una sucesión detrítica de edad Namuriense en la que se observa alguna intercalación carbonosa de escasa entidad con abundantes restos de flora.

CUETO *et al.* (1983, memoria de la Guía de campo), describen en detalle la columna de arroyo Fresnedoso, cerca de Belmez, en la banda meridional. En ella los autores distinguen tres tramos diferentes, de los que sólo el inferior muestra niveles datables consistentes en lentejones carbonatados con foraminíferos que indican una edad Viseense medio-superior. Estos mismos autores presentan también un trabajo paralelo al anterior (GABALDÓN *et al.*, 1983) en que dan una interpretación del medio de sedimentación, considerando que esta banda tiene características sedimentológicas que quizás corresponden a una plataforma somera abierta controlada por tormentas.

QUESADA (1983), en su análisis general del Carbonífero de Ossa Morena, describe la región de Guadiato. En la exposición de la banda central, habla de facies marinas muy someras de edad Viseense superior, sobre las que sitúa una serie detrítica de tipo continental (Mina del Couce) datada como Namuriense basándose en restos de plantas. En la banda meridional, recoge la misma interpretación de GABALDÓN *et al.* (1985).

En ANDREIS & WAGNER (1983), se presentan datos sobre la flora de la banda Westphaliense, mientras que en WAGNER *et al.* (1983), que es un trabajo general sobre la flora de toda Ossa Morena, se citan también los afloramientos de restos vegetales de la banda central, dándoles una edad Namuriense. En WAGNER *et al.* (1984), se añaden además descripciones tectónicas y estructurales de ambas bandas, en las que se indica la existencia de una estructura sinclinal muy tectonizada y afectada por varios cabalgamientos. Más tarde, WAGNER & JURADO (1988), amplían su interpretación estructural incluyendo también los materiales de la banda central Namuriense, en la región de Peñarroya-Belmez, como parte de la misma estructura sinclinal.

En RODRÍGUEZ (1985), un trabajo de síntesis, se presenta una primera aproximación a los rugosos de Guadiato, en la zona de Peñarroya.

Al igual que sucediera en la cuenca de Los Santos, el estudio del Carbonífero comienza realmente una nueva fase con la realización del Mapa Geológico Nacional 1:50.000. Esta fase se caracteriza por la integración de una gran cantidad de datos y cuenta con la ventaja de haber sido realizada en casi toda la extensión de la cuenca por el mismo equipo de geólogos (ver APALATEGUI *et al.*, 1985a, b, c, d, Hojas nº 879, 880, 901 y 902, correspondientes a Peñarroya, Espiel, Villaviciosa y Adamuz, respectivamente), lo que más o menos le da bastante homogeneidad a la cartografía de la manera que ya hemos descrito en el capítulo de marco Geológico y en la que se asienta el modelo de las tres bandas propuesto por PÉREZ LORENTE (1979).

En estas hojas del MAGNA la interpretación de la banda meridional se corresponde bastante bien con la interpretación ya aludida del corte de Arroyo Fresnedoso, apuntando la existencia en algunas zonas (Hoja de Villaviciosa de Córdoba) de volcanismo asociado por encima de los niveles conglomeráticos basales. En general la datación se mantiene en un Viseense medio-superior.

La banda central es dividida en varios tramos cuya polaridad y edades tienen interpretaciones algo diferentes a las realizadas por autores anteriores. Esta unidad que los autores denominan "detrítico-carbonatada" en la hoja de Espiel, es dividida en tres tramos,

aunque con límites mal definidos; el inferior es un tramo detrítico, el segundo tramo es detrítico-carbonatado con importantes variaciones laterales de facies en donde son más o menos abundantes los carbonatos, y un tercer tramo que es detrítico continental con carbón, restos de vegetales y suelos.

Tanto en las características estratigráficas de muchos de los niveles calizos como en los abundantes sedimentos conglomeráticos de los dos tramos inferiores, los autores observan indicios de procesos de deslizamientos olistolíticos y de *debris flow*, mientras que la mayoría de las facies indican medios de sedimentación bastante someros.

Los tramos inferiores son datados como Tournaisiense superior-Viseense superior, mientras que la sucesión de tipo continental es datada como Namuriense.

Las dataciones de Tournaisiense superior se refieren a algunos de los afloramientos cuarcíticos del tramo detrítico inferior (por ejemplo Sierra Boyera, en la hoja de Peñarroya) en los que se han encontrado faunas de braquiópodos que parecen reflejar esta edad. Las dataciones de Viseense superior corresponden principalmente a los afloramientos calizos estudiados, mientras que por último las edades Namurienses provienen de las sucesiones con restos de plantas que han sido interpretadas como el techo de la unidad.

A partir de 1994 nuestro equipo de investigación comenzó estudios en la zona septentrional de la cuenca, desde la zona del Vacar hasta Peñarroya. Los primeros resultados fueron dos Tesis de Licenciatura:

En CÓZAR (1994), se estudió el mayor afloramiento calizo de toda la zona, la Sierra del Castillo, en las cercanías de Espiel. En esta Tesis se realizó la cartografía tanto de la Sierra del Castillo como de las zonas adyacentes (Sierra de la Estrella por ejemplo), se levantaron dos secciones estratigráficas (sección de la Cantera de la Sierra del Castillo y sección del Collado) y se estudiaron detalladamente los foraminíferos de las mismas.

En RAMÍREZ VIU (1994), se realizó un primer acercamiento a la geología de la banda central entre la mina de San Antonio y la Mina del Couce, estudiando las asociaciones de corales con disepimientos del afloramiento del Arroyo de la Juliana, una de ellas encontrada en un nivel olistolítico en la base de la sección y datada como Viseense superior, y otra asociación presente en el resto del afloramiento, datada como Namuriense inferior.

Una síntesis con los resultados y los datos de CÓZAR (1994), fueron publicados en CÓZAR (1996), mientras que los resultados de RAMÍREZ VIU (1994), así como una columna detallada y la sedimentología de sus afloramientos (San Antonio y Arroyo de la Juliana en la banda central), fueron publicados en RODRÍGUEZ *et al.* (1996).

Además, otros de nuestros datos y conclusiones parciales han sido también publicados en MORENO-EIRIS *et al.* (1995), y en RODRÍGUEZ & FALCES (1996), en este último caso referido principalmente a los corales rugosos.

Actualmente hay tres Tesis Doctorales referidas a Guadiato que están en su fase final de realización², así como un proyecto conjunto de investigación (PB 91-0083, Análisis Paleontológico y Estratigráfico de las bandas meridional y central de la región de Guadiato).

D-3) Descripción de la zona estudiada. -

*D-3-1) Introducción. -

En esta Tesis hemos incluido ejemplares encontrados a lo largo de toda la banda de

Una de ellas es la que aquí presentamos, otra se refiere al estudio de los conodontos tanto del Carbonífero como del Devónico cercano a Espiel, llevada a cabo por ALICIA CALVO, y una tercera se refiere al estudio de los foraminíferos en todo el sector desde Peñarroya hasta Villaharta de las bandas central y meridional, realizada por PEDRO CÓZAR.

Guadiato, desde las cercanías de Peñarroya hasta más allá de Córdoba. Esto es así porque aunque nuestro estudio está centrado en una parte concreta, ciertamente ha sido necesario recorrer toda la extensión a modo de reconocimiento general y por razones de planteamiento futuro de la investigación. De este modo hemos incluido todos los ejemplares de CRSSD encontrados en todas estas incursiones de reconocimiento general, aunque ciertamente dichos muestreos son todavía poco exhaustivos y es probable que en el futuro se puedan encontrar asociaciones tan numerosas como las halladas en la Sierra de la Estrella. En cualquier caso el estudio de la geología de cada uno de los afloramientos nombrados en esta Tesis equivaldría a la realización de la geología total de la cuenca, objetivo que desde luego está muy lejos de nuestro alcance. Así pues de momento nos vamos a ceñir a las características geológicas generales de la zona de nuestros dos afloramientos más intensamente estudiados y a la problemática que acompaña a toda nuestra investigación en la región comprendida entre Peñarroya y Villaharta.

***D-3-2) *Ubicación* (fig. 7).-**

La banda NW-SE de afloramientos que constituye la zona carbonífera de Guadiato, como ya sucediera con la cuenca de los Santos, está atravesada longitudinalmente por la carretera nacional Córdoba-Badajoz, alcanzando casi los 100 km de largo, por 3 a 8 km de anchura.

De toda esta extensión, la región estudiada por nosotros coincide más o menos con la mitad occidental, que es la relacionada en sentido estricto con el río Guadiato, mientras que la región oriental se sitúa más bien en el valle del río Guadamellato, ambas separadas por la divisoria de aguas situada a la altura de la estación del Vacar.

En el Valle del río Guadiato observamos dos importantes pantanos, el embalse de Sierra Boyera a la altura de Peñarroya-Belmez y el embalse de Puente Nuevo situado más al sur de la población de Espiel. En general la cuenca ocupa la zona deprimida del valle, flanqueada lateralmente por importantes Sierras constituidas por materiales muy variados (ver apartado B-2-4 y B-2-5 de este mismo capítulo).

A pesar de esta conformación en general deprimida, la zona está también caracterizada por la aparición de numerosos cerros más o menos importantes que jalonan toda su longitud. De todos ellos los más notables son los bloques carbonatados que conforman la zona de las Sierras del Castillo y de la Estrella, aunque son también típicos de la región cerros aislados como los del Castillo de Belmez u otros similares dispersos por todo el valle y cuya naturaleza suele ser carbonática (olistolito de Belmez), cuarcítica (Sierra Boyera, Cerro Cabello) o ambas cosas a la vez (Sierra Palacios). Estos "bloques" sueltos, que aparecen siempre asociados a la banda central, han sido normalmente interpretados como olistolitos y aparecen también en toda la región oriental. Esta naturaleza olistolítica queda aún por ser demostrada en muchos casos y debe ser discutida para cada bloque en particular, pues es también muy probable que la aparición y emplazamiento de muchos de ellos sea de origen más tectónico que sedimentológico.

La banda meridional solo presenta relieves en las zonas de contacto con la banda central. Dichas elevaciones, que son de entidad menor, corresponden a la superficie del cabalgamiento de dicha banda meridional sobre la central, que en algunos puntos llega casi a ocultarla (zona del Vacar). Entre las elevaciones que indican dicho accidente tectónico, nos encontramos con la serie de colinas que forman los alineamientos del Couce, las Yeguas o la Cornuda (ver fig. 7). Todos ellos se corresponden a cuñas tectónicas sacadas a favor del citado cabalgamiento.

La banda septentrional, que está presente desde los alrededores de Fuenteovejuna hasta Villaharta, no llega nunca a dar resaltes similares a los de la banda central, aunque en la actualidad su presencia se hace muy notable por las numerosas explotaciones de carbón que se desarrollan en toda su extensión y entre las que destaca paisajísticamente hablando, la mina a

cielo abierto de San Antonio.

En este orden de cosas la calidad de los afloramientos es más bien variable, caracterizada por la discontinuidad, siendo bastante aceptable en las zonas de mayores relieves y sin embargo realmente pobre en las zonas deprimidas, en la que además se desarrollan potentes depósitos de materiales terciarios y cuaternarios relacionados con la formación del valle actual.

Esta característica complica necesariamente la correcta interpretación de las sucesiones principalmente en la banda central que es la parte más compleja de la cuenca, pues es donde aparecen gran cantidad de litologías y asociaciones de facies que además tienen edades diferentes y que están desconectadas geográficamente, convirtiendo la banda en un puzzle de pequeños bloques realmente difícil de organizar.

***D-3-3) Las bandas meridional y septentrional.-**

Reunimos en el mismo epígrafe ambas bandas porque en realidad son menos problemáticas y están mejor definidas y porque además son las que están siendo menos investigadas por nosotros.

La interpretación de la banda meridional en nuestro sector occidental coincide básicamente con la expuesta en la literatura y que se basa en la descripción del corte de Arroyo Fresnedoso por CUETO *et al.* (1983). Dicha sección ha sido básicamente dividida en tres tramos principales:

Uno correspondiente a un conglomerado basal que aparece siempre a lo largo de todo el contacto con la banda central y que sirve para identificar las numerosas repeticiones tectónicas que pueden observarse en algunas zonas (ver por ejemplo hoja de Peñarroya).

Otro de características detrítico carbonatadas, en donde los carbonatos suelen corresponder a niveles deslizados y que muestran facies muy variadas.

Y un tercero de índole completamente detrítica y de desarrollo tempestítico con escasos fósiles.

El tramo conglomerático basal se apoya corrientemente sobre un basamento cristalino de tipo Valencia de las Torres-Cerro Muriano (ver apartado B-2 en este mismo capítulo) y su composición es polimíctica, aunque siempre involucrando clastos procedentes de litologías similares a los del mismo basamento y aparentemente nunca con rocas procedentes del norte.

Como decíamos arriba, los autores interpretan que los depósitos en este sector corresponden a una plataforma abierta con abundantes fenómenos de deslizamiento, cuya frecuencia y distribución quizás estarían controlados por tormentas episódicas.

Hacia la región oriental, los afloramientos de esta banda llegan a alcanzar una gran extensión y en algunos puntos (estación de la Alhondiguilla, según PÉREZ LORENTE, 1979) parte de los tramos primero y segundo son sustituidos por rocas piroclásticas y espiliticas de naturaleza básica.

En las cercanías de Córdoba, la continuación de estos materiales se diversifica notablemente apareciendo abundantes niveles de plataforma somera con desarrollos coralinos importantes (cortes de Los Pradillos, Nuestra Señora de los Linares, etc...) que fueron interpretados por LIÑÁN (1978), como pequeñas cuencas de funcionamiento en cierto modo independiente al del resto de la banda meridional, aunque dicha separación no haya sido aclarada ni estratigráfica ni estructuralmente.

Grandes extensiones de esta banda en el sector oriental, aún no han sido investigados a pesar de que existen zonas en donde se observan buenos cortes (por ejemplo en la carretera que va desde Córdoba hasta la presa del embalse de Guadamellato).

La banda septentrional sólo aparece en nuestro sector, pero tanto su edad Westphaliense

como su naturaleza continental no entran en nuestros objetivos de investigación. La estructura y sedimentología de estos terrenos están bastante bien conocidos aunque las publicaciones disponibles son de escasa calidad gráfica.

***D-3-4) La banda central. -**

La banda central comprende como decíamos arriba una gran variedad de materiales y presenta una estructura compleja. Durante nuestras investigaciones en los últimos años hemos logrado identificar al menos cuatro tipos diferentes de sucesiones dentro de lo que clásicamente se incluye en la banda central:

- Sucesiones siliciclásticas (desde areniscas a cuarcitas) de edad incierta, que aparecen dispersas por toda la banda. A este tipo pertenece el bloque de Sierra Boyera, en donde APALATEGUI, *et al.* (1985b), describen una asociación de braquiópodos de edad Tournaisiense superior. Estos braquiópodos también han sido muestreados por nosotros y actualmente están en estudio, de modo que podamos corroborar dichos datos. Estos bloques pueden estar asociados a otros bloques de naturaleza caliza.

- Sucesiones carbonatadas de edad Viseense superior. A este tipo pertenecen los afloramientos principales de esta Tesis (Sierra de la Estrella y Couce). Al igual que en el caso anterior, lo normal es que aparezcan como bloques alóctonos más o menos importantes (bloque de las Sierras del Castillo y la Estrella, alineaciones del Couce, bloques de Cerro Cabello, Sierra Palacios, castillo de Belmez, afloramientos de Peñarroya etc...).

- Sucesiones detrítico-carbonatadas marinas de edad Namuriense inferior. Estas sucesiones tienen en general afloramientos de poca calidad aunque los datos bioestratigráficos y sedimentológicos están siendo cada vez mejor definidos (afloramientos de La Cornuda, Arroyo de la Juliana, Las Yeguas, La Caridad, Vía Crucis).

- Sucesiones detríticas continentales con capas de carbón de edad Namuriense. Al igual que en el caso anterior los afloramientos de estas litologías no son abundantes e impiden realizar una cartografía y correlación detalladas. El principal problema que se plantea al estudiar estas sucesiones, es su relación con los depósitos marinos descritos en el párrafo anterior, así como la determinación de la polaridad de toda la serie Namuriense, que no se observa en continuidad en ningún punto de los estudiados hasta ahora.

De estas cuatro tipologías diferenciables en la banda central, es la segunda la que alcanza un desarrollo carbonático más notable, aunque los bloques observados son de difícil correlación y la interpretación completa aún no ha sido resuelta. El caso más llamativo es quizás la Sierra de la Estrella cuya correlación con la Sierra del Castillo debería ser más sencilla y sin embargo aún no está aclarada. La estructura de la zona separa ambos bloques, siendo la Sierra de la Estrella un sinclinal aislado.

En conjunto los bloques tectónicos de tipo carbonático y de edad Viseense superior parecen corresponder a una región de plataforma carbonática, que hoy en día es completamente alóctona y que podría ser considerada como una cuarta banda dentro de todo el dominio de Guadiato: ya no sería tres, sino cuatro bandas, una de ellas alóctona y esencialmente discontinua debido a cabalgamientos oblicuos antes y/o durante la sedimentación de la cuenca Namuriense.

Los sedimentos siliciclásticos que conforman los farallones cuarcíticos podrían emplazarse del mismo modo que los bloques de plataforma carbonática Viseense. Habría que estudiar a fondo las litologías de dichos bloques e intentar buscar más afloramientos con contenido paleontológico que pudieran servir para datarlas mejor. Cabe la posibilidad de que sean anteriores realmente, o también de que sean contemporáneas con la sedimentación carbonática del Viseense superior.

Las dos sucesiones Namurienses, tanto la continental como la marina, no han podido ser observadas en continuidad, por lo que existen tres posibilidades para interpretar sus relaciones: en un primer caso serían coetáneas y su relación un cambio lateral de facies, en el que la serie en el borde meridional sería de influencia más continental que en el borde septentrional. En un segundo caso interpretaríamos que la sucesión marina es previa a la sucesión continental, es decir que tendríamos una serie general de tendencia regresiva. En el caso contrario, en el que interpretaríamos que la sucesión continental es previa a la marina, tendríamos una sucesión transgresiva.

Respecto a todas estas posibilidades y a la discusión sobre la polaridad de la serie podemos incluir los datos de dos de los principales afloramientos de ambas sucesiones. En el afloramiento de la mina del Couce, en el que tenemos niveles claramente continentales, la polaridad de la serie es hacia el sur (WAGNER, com. personal, 1995), con lo que dichos niveles marcarían el techo de la sucesión, que debería interpretarse como regresiva.

Cabe la posibilidad de que existan más superficies mayores de cabalgamiento a lo largo de toda la banda central que separen ambas secuencias (continental y marina). Dichas superficies serían difíciles de detectar debido a la escasez de los afloramientos, existiendo la posibilidad de que ambas secuencias fueran más o menos coetáneas y relacionadas espacialmente con un cambio lateral de facies.

*** D-3-5) *Breve descripción estratigráfica de la Sierra de la Estrella* (fig. 8).-**

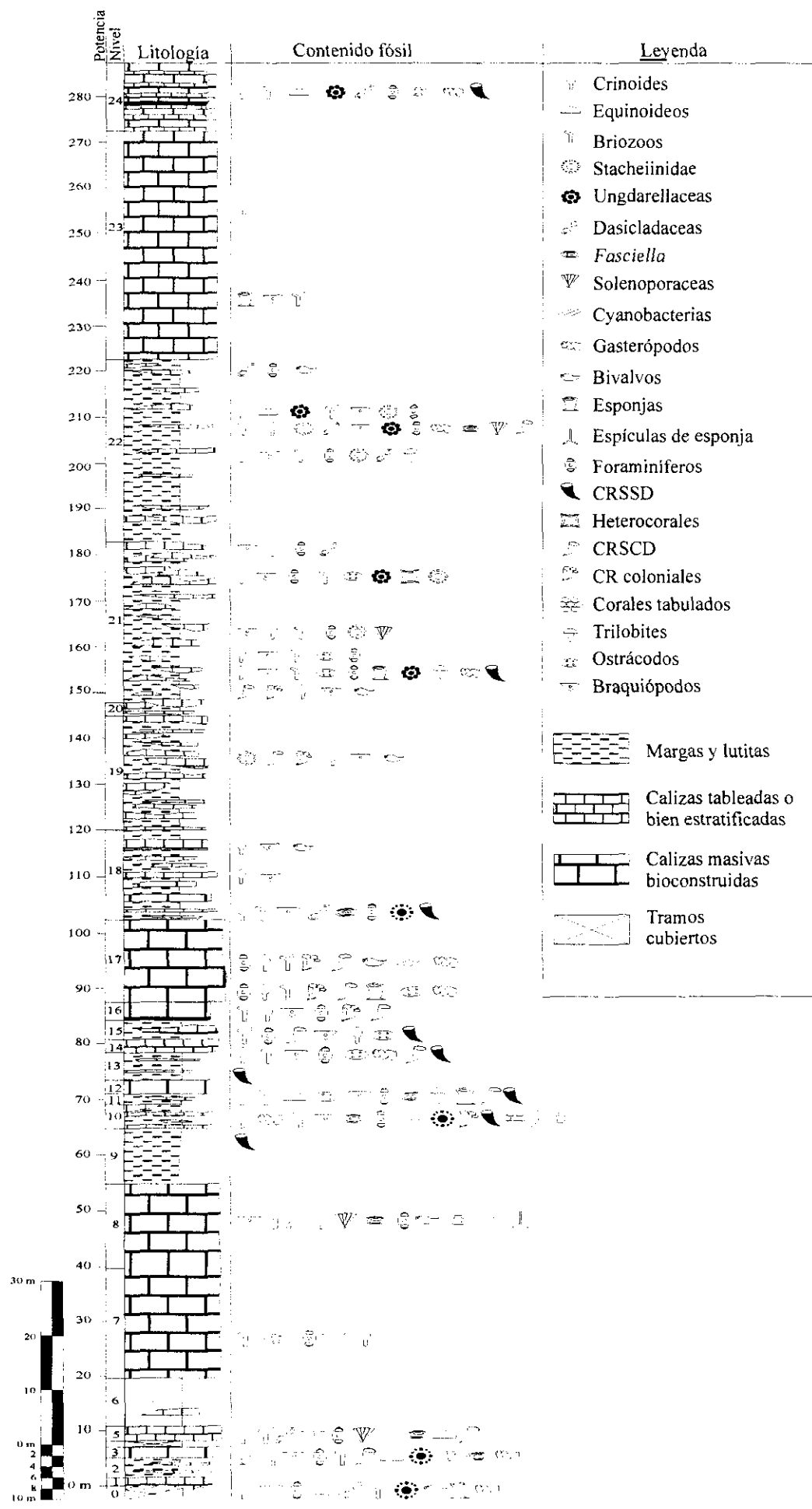
Este afloramiento está caracterizado sedimentológicamente por dos rasgos principales: por un lado la aparición de facies bioconstruidos no coralinas y por otro lado por la gran discontinuidad y variedad de los litosomas distinguidos.

En la columna que presentamos basada en los datos de CÓZAR, para su Tesis Doctoral podemos observar la existencia de tres intervalos de calizas masivas a lo largo de toda la potencia. En estos tres tramos, abundan facies típicas de montículos de lodo en las que se observan corrientemente gran profusión de estructuras fenestrales y de sedimento peloidal. Aunque las características de cada tramo masivo son algo diferentes podemos asumir que en todos los casos el ambiente de sedimentación corresponde a montículos de lodo que por su desarrollo y potencia podrían corresponder a zonas tranquilas de un ambiente de sedimentación submareal no demasiado profundo.

En los intervalos entre calizas bioconstruidas aparecen litosomas de muy diversa índole, que van desde cuerpos conglomeráticos de tipo polimíctico, hasta niveles oolíticos resedimentados. En general las facies indican medios de sedimentación más someros que los de los montículos y la gran variedad de facies hace suponer una zona de sedimentación de carácter mixto y cierto grado de energía.

*** D-3-6) *Breve descripción del afloramiento del Couce*.**

El afloramiento se encuentra limitado por cabalgamientos de importancia y muestra amplias bandas de calizas brechificadas y ankeritizadas. Los niveles mejor preservados presentan alternancias de calizas tableadas y masivas encriníticas con niveles de siliciclásticos. Las facies bioconstruidas son menos frecuentes que en la Sierra de la Estrella.



Capítulo III.

Metodología y técnicas de estudio

del material fósil

A)* Introducción.-

En esta Tesis doctoral gran parte del esfuerzo ha sido invertido en perfeccionar y dominar las técnicas necesarias para observar los caracteres morfológicos correctamente. En principio fue necesario mejorar la técnica de láminas delgadas y réplicas al acetato, e intentar la realización de secciones seriadas, todo ello para el estudio de la ontogenia y su variabilidad dentro de los grupos identificados durante la Tesis de Licenciatura. Este estudio no era concluyente y pensamos que quizás la solución era incluir descripciones microestructurales, con lo que hubimos de adentrarnos en la técnica de las láminas ultrafinas y en la preparación de material seleccionado para el microscopio electrónico de barrido. Esto nos llevó al replanteamiento de los rasgos y a la definición de los mismos desde un punto de vista esqueletogénico. Además nos permitió avanzar en las observaciones tafonómicas permitiendo solucionar también desde este punto de vista muchos de los problemas que se iban planteando sobre la marcha.

Esta Tesis no hubiera encontrado soluciones si no hubiésemos intentado avanzar y perfeccionar las técnicas de estudio. Ello ha implicado muchas horas de laboratorio y un trabajo puramente artesanal y personal. A pesar de todo, las técnicas utilizadas en realidad son más o menos conocidas. Las mayores novedades sin embargo están en el plano metodológico como iremos viendo, y dichas necesidades metodológicas son las que han forzado pequeños cambios en las técnicas ya conocidas.

El material estudiado está dividido en dos grandes conjuntos, uno en la cuenca de Los Santos de Maimona y otro en la cuenca de Guadiato. Gran parte del primero de ellos sirvió para la realización de mi Tesis de Licenciatura y en principio, durante los dos primeros años de mi Beca Doctoral, fue el único material con el que pude trabajar. Esto no ha sido una desventaja ya que el principal de los objetivos era realizar un estudio más detallado de las formas de la Tesina y poder llegar a definir formalmente todos aquellos grupos que habían quedado en nomenclatura abierta. Por esto es en determinados grupos de Los Santos donde ensayamos diferentes posibilidades para desarrollar el análisis.

Mientras tanto seguíamos buscando afloramientos similares en Guadiato, búsqueda que fructificó durante el tercer año, con los hallazgos, primero del afloramiento del Couce (Septiembre 1993) y posteriormente de los niveles de la Sierra de la Estrella (Marzo 1994). Para entonces ya habíamos conseguido perfeccionar un método para el estudio de la ontogenia y su variabilidad, y los nuevos ejemplares ya fueron tratados desde un principio sistemáticamente, cosa que no ha ocurrido con el material de los Santos, que para algunos grupos ha sido estudiado exhaustivamente, mientras que en otros el análisis es más superficial.

B)* Primera fase, muestreo y registro de los ejemplares.-

La mayoría de los ejemplares de ambos grupos son rodados. En un principio recogíamos estos ejemplares sin hacer observaciones sobre su relación con el sedimento. Con el tiempo se hizo necesario distinguir los procesos de alteración de afloramiento de aquellos otros procesos alterativos de tipo bioestratinómico y fosildiagenético y hubimos de registrar tales diferencias.

El método que nos resulta ahora más útil para registrar el material, anotando todos esos

datos y otros apreciables a simple vista, es la confección de una ficha con una descripción externa y dibujos de cada ejemplar. Los pasos son los siguientes:

Durante el muestreo introducimos en bolsas separadas los ejemplares recogidos a la altura de cada nivel estratigráfico en concreto, anotando la frecuencia de facetas y costras en su relación con la superficie. En este muestreo no sólo se recogen corales solitarios si no que también se recogen otros restos y aunque posteriormente no hagamos ficha de ellos, sí consignamos sus frecuencias y características principales. Además se anotan las características principales del nivel en el que han sido recogidos.

Después en el laboratorio, se hace de cada nivel, una división grosera por formas y tamaños y se sigla cada ejemplar antes de introducirlo en cajas individuales. La sigla está compuesta por dos a cuatro términos. La primera pareja se refiere a la localidad, que se indica con dos o tres letras mayúsculas; si esta localidad tiene dos o más secciones, se indica en el segundo término, con un número separado de las letras por un guión. La segunda pareja queda separada de la primera por una barra diagonal; en ella el primer término indica el número del nivel estratigráfico en caso de que lo haya; el segundo número es el del ejemplar en sentido decreciente de tamaños (cuando hay varios muestreos del mismo nivel, suele suceder que en números altos vuelven a aparecer ejemplares grandes).

El siglado lo realizamos con un poco de tipex y un rotulador fino. Esta sigla también solemos colocarla en la caja en donde queda depositado el ejemplar. Antes de colocar la sigla a veces se puede limpiar la superficie externa, aunque en mi opinión no se debe utilizar ningún ácido, sólo quizás algún método mecánico para desprender los caliches.

Una vez limpiada y siglada la muestra se realiza la ficha. El dibujo es realmente lo más importante, y si el ejemplar lo requiere debe tener distintas tomas, para registrar todos los detalles externos. Este dibujo debe ser realizado a tamaño natural y en él posteriormente se colocarán los cortes realizados con su posición y orientación correspondientes, así como el recorrido de la fósula cardinal y la orientación y situación aproximada de la base del cáliz. Al dibujo se añaden las medidas y descripción de la forma externa así como todos los detalles de conservación que resulte interesante incluir u otros asuntos, como por ejemplo un esquema con la dirección de crecimiento de la curvatura.

Además de la ficha consideramos conveniente realizar una fotografía de cada ejemplar, aunque ésta no se vaya a utilizar. Esto es recomendable cuando vas hacer varios cortes en cada uno de los ejemplares, pues constituye un registro más de una forma que después se pierde. Las fotografías son en blanco y negro y para realizarlas se blanquean los ejemplares con cinta de magnesio. Este blanqueado ha de ser homogéneo. Para realizarlo se fija cada ejemplar a un porta con un poco de plastelina, de modo que quede seleccionada la toma que nos interesa, después se cortan pedazos de cinta que sujetamos con unas pinzas sobre un mechero fijo. Cuando se enciende la cinta movemos la preparación por la nube de humo de magnesio cuidando de que quede homogéneamente repartido y de que la película de humo sea ténue. Finalmente se realiza la fotografía externa y el revelado (en nuestro caso ambas cuestiones corren a cargo de Eulogio Martín, el fotógrafo que trabaja para el Departamento).

Esta metodología se ha llevado a cabo de manera sistemática con los ejemplares de Guadiato, sin embargo en Los Santos, quizás por ser el grupo primero en estudiarse, el trabajo se ha realizado con mayor irregularidad. Así, las fichas realizadas en un principio en los Santos son poco valiosas, ya que los dibujos eran poco detallados y no respetaban el tamaño real, además de que las observaciones tendrían que ser reinterpretadas. En los grupos más numerosos hemos tenido que optar por recomponer cada ejemplar después de cortado, para tener un buen dibujo de su forma externa; para ello utilicé plastilina y mucha paciencia. El caso realmente más

complicado ha sido el de *Soschkinophyllum?*-*Claviphyllum?*, pues cuando quise recomponer la forma externa ya había realizado los cortes seriados (una media de 4 cortes por ejemplar). A este respecto quisiera dar una recomendación: en caso de que tengamos que realizar la reconstrucción, es mejor utilizar una plastilina poco grasa.

Respecto a ejemplares incluidos en la roca muchos de estos pasos sobran, e incluso muchas veces ni tan siquiera hemos realizado una ficha. En realidad lo que hacemos entonces, es una descripción global de la muestra, anotando su orientación estratigráfica si la hay, textura interna y dimensiones, haciendo especial hincapié en la distribución y orientación de los ejemplares en su interior. Para esto hay que ir cortando la muestra cuidadosamente, sobre todo cuando se observa una gran concentración de ejemplares. En este último caso, diferenciamos este conjunto del resto del nivel indicándolo con un superíndice (por ejemplo, nivel 14' en lugar de 14).

Una vez hemos terminado esta fase, que consiste en realidad en realizar un registro de entrada del material, pasamos a la parte realmente más complicada y transcendental del estudio de los corales, es decir, el cortado de los ejemplares y la realización de las preparaciones para la observación de su morfología interna.

C)* Metodología para la observación de la ontogenia y su variabilidad.-

Desde que decidí continuar investigando sabía que tenía que empezar por renovar o al menos revisar las técnicas ya utilizadas en la Tesina. En dicho trabajo utilicé la técnica convencional de realización de láminas delgadas en cortes tomados en la base calicular de los ejemplares. Estas láminas se hicieron realizando cortes transversales posteriormente desbastados hasta el carborundo de tamaño 1.000 y pegados en cristales previamente esmerilados con carborundo 800, utilizando resina estratil de tipo convencional (resina+catalizador+endurecedor). Posteriormente se cortaba el resto del ejemplar y volvíamos a desbastar hasta un grosor de aproximadamente 40-50 micras, para lo que utilizábamos de nuevo las bandejas de carborundo.

Esta técnica tiene varios problemas: el mayor es que la resina estratil es poco adecuada y resistente, levantándose fácilmente al desbastar y produciendo muchas imperfecciones además de la imposibilidad de dejar más finas las preparaciones en caso de que se requiera. Esta situación conlleva la imposibilidad de intentar introducir más de un corte en el mismo cristal, algo que andaba persiguiendo, principalmente para ahorrar espacio y facilitar la labor de fotografiado.

Como en una primera fase mi objetivo era tener información sobre la ontogenia de cada grupo taxonómico y de la variabilidad de esta ontogenia, intenté empezar a aplicar los métodos clásicos para la observación de la ontogenia en corales rugosos, que consisten básicamente en la confección de secciones seriadas. Para ello hay dos formas:

- El método clásico, ampliamente utilizado para secciones seriadas en braquiópodos, consiste en englobar el ejemplar, bien orientado, en un taco de resina que posteriormente pegamos a un cristal. Esta preparación se lleva a la máquina cortadora montada con una corona rígida con borde de diamante. Esta máquina cortadora tiene incluido un calibre que acerca o aleja el objeto de la corona con una precisión de micras. El objeto queda fijado en una determinada posición por un brazo hueco conectado a una bomba de vacío. Dicho brazo baja automáticamente, movido por un motor adicional y la preparación queda rebajada en el espesor que nosotros hayamos seleccionado en el calibre. Cuando hemos rebajado la muestra, la desbastamos con carborundo mil y posteriormente realizamos un peel o réplica al acetato. Una vez hecha la réplica, volvemos a rebajar la muestra con la corona, para acto seguido realizar una nueva réplica, repitiendo el proceso tantas veces como consideremos necesario y a los intervalos que hayamos fijado como significativos.

Los tacos pueden estar formados por varios ejemplares, o aún mejor, por un ejemplar cortado en varios fragmentos, todos ellos colocados y englobados con la misma orientación y en el mismo taco. De este modo la sección seriada de un mismo ejemplar ocupa menos espacio y se realiza con mayor rapidez.

Este método presenta algunos inconvenientes a nuestro juicio: cuando uno hace una sección seriada, elimina por completo al ejemplar del que sólo queda como testigo la serie de peels. Esta es una de las principales razones por las que las secciones seriadas se realizan con posterioridad a un primer estudio con cortes caliculares y sólo en algunos ejemplares seleccionados. Por tanto, aunque tenemos información detallada de dichos ejemplares, no podemos calibrar realmente su significado porque no conocemos la variabilidad de lo observado en el conjunto.

Otro importante inconveniente se refiere a la fiabilidad de la imagen que observamos en el peel. En las secciones juveniles de corales solitarios es corriente que exista poca definición en los elementos mayores como septos y otros. Esto es mucho más evidente cuando los ápices no desarrollan huecos interseptales, mostrando una estructura totalmente compacta. En estos casos los peels son confusos y requieren gran dosis de interpretación. Si a ello le añadimos una microestructura muy fina y/o alteración meteórica de las zonas apicales en los ejemplares rodados, intentar distinguir en dichas preparaciones la morfología resulta imposible.

El arduo trabajo que se requiere para la obtención de secciones seriadas mediante peels, no parece estar justificado en la mayoría de los casos, dado que las imágenes obtenidas sólo son de calidad en las zonas abiertas del esqueleto y además destruimos por completo los ejemplares tratados.

- El segundo método de realización de secciones seriadas es fotográfico y fue puesto a punto en Alemania por el profesor J. KULLMAN. Para este método se diseñó un cilindro metálico con un anillo micrométrico vertical. En dicha estructura puede introducirse un ejemplar que ha sido fijado con cera dura a una pequeña placa que encaja en una pieza esférica del interior del cilindro. Con el micrómetro acercamos el ejemplar fijado, hasta el borde superior donde se apoya un vidrio que lleva adherido papel abrasivo con carborundo. Este cilindro está preparado por sus dimensiones, para ápices de corales grandes o para corales sin disepimentos completos, que suelen ser de menor tamaño. Además el cilindro debe encajar en el espacio disponible del brazo del microscopio fotográfico que vayamos a utilizar para realizar la sección seriada. La manera de utilizar el método es desbastando con el cristal de carborundo la superficie saliente sobre el borde del cilindro (que podemos calibrar y orientar gracias al anillo micrométrico y a la esfera interna). Tras limpiar la superficie (es conveniente usar poca agua y tener abundante material de limpieza, principalmente papel absorbente) se fotografía la sección. Posteriormente se levanta con el micrómetro las micras deseadas para volver a desbastar con el cristal y volver a fotografiar.

Los inconvenientes de esta técnica son similares a los del método anterior. Por un lado se destruye el ejemplar y por otro lado, al igual que en los peels o incluso peor, la calidad de la imagen estudiada no suele ser suficiente, principalmente en las zonas densas de las secciones. Otro inconveniente adicional consiste en el fijado del ejemplar dentro del cilindro, sobre todo al orientar la sección respecto a la superficie de desbastado. Esta operación se torna incierta, debido a la irregularidad y/o curvatura de la forma externa de los ejemplares y el pequeño tamaño de las regiones apicales. Además en nuestro caso, aunque tenemos un cilindro portaobjetos fabricado en Alemania y todos los accesorios necesarios, no disponemos de un sistema fotográfico adecuado y sencillamente no nos ha sido posible perfeccionar el método.

Si en nuestro caso hubiéramos tenido ejemplares con zonas apicales abiertas y definición

estructural suficiente, quizás habríamos utilizado estos métodos con mayor profusión y nuestro camino de investigación habría sido distinto. Sin embargo pensamos que sería más útil intentar un método que combinara información ontogenética y variabilidad.

El método es simple: consiste en realizar cuidadosos cortes en cada uno de los ejemplares (entre 3 y 7 cortes según lo completo del espécimen) desbastarlos y tras apuntar cuidadosamente en la ficha de la forma externa la orientación y altura del corte, realizar una primera selección de las secciones elegidas para lámina delgada. Si los ejemplares son abiertos, recomendamos que los primeros cortes no afecten a la zona tabular que pudiera estar más desarrollada. Tras un primer examen, podemos elegir varios ejemplares para cortes longitudinales que den cuenta de la estructura del tabulario y realizar los cortes adicionales necesarios antes de realizar la lámina definitiva.

Con los cortes seleccionados confeccionamos una lámina delgada de modo que todos los cortes queden en el mismo cristal. Una opción es hacer un taco con las pastillas de cada ejemplar. Sin embargo, nosotros preferimos no utilizar este método pues el fósil queda definitivamente englobado y deja de ser accesible.

El principal problema que teníamos respecto a la realización de cualquier tipo de lámina delgada era, como dijimos al principio, el tipo de resina. Esto me obligó a buscar otro método de pegado. Por aquel entonces ya se había comenzado a utilizar la resina de dos componentes que actualmente uso, Micratec. Pero dicha resina tiene un tiempo de utilización y aquella primera remesa que yo intenté usar me dio muchos problemas, quizás porque estaba estropeada y también en parte porque la utilizaba siguiendo las instrucciones concretas del fabricante, que indica una proporción de dos a uno (dos de resina y una de endurecedor).

Decidí buscar otras resinas de tipo epoxi y las utilicé (Epofix de la marca Struer y otras): aunque al principio me dieron mejor resultado que el estratil, la cosa no terminaba de funcionar completamente bien (bordes levantados, burbujas, etc...). Alguien volvió a pedir Micratec y esta vez, usé una proporción diferente de los dos componentes, consistente en una relación casi uno a uno (sólo un poco más de resina) y realizando el pegado en caliente. Este pequeño cambio ha resultado ser realmente la solución, aunque teniendo en cuenta las siguientes condiciones generales:

- Las superficies a pegar deben estar perfectamente desengrasadas (hay que tener especial cuidado con la grasa de los dedos), secas y limpias de granos, tanto en la muestra como en el cristal portaobjetos. Esta precaución evita que el pegamento se levante posteriormente. Respecto a esto, la técnica de esmerilar los cristales con carborundo 800 antes de pegar en ellos, no parece ser realmente útil, como no sea para homogeneizar la superficie del vidrio, y por tanto ya no la practicamos.

- La temperatura a la que se calientan las muestras facilita que estén perfectamente secas y acelera la polimerización de la resina. Dicha temperatura es bueno que no exceda de 50-60° centígrados, por lo que hay que utilizar una plancha que indique bien estos intervalos de temperatura. Una temperatura más alta sería incómoda para trabajar ya que la muestra estaría muy caliente y porque la resina polimerizaría muy deprisa, impidiendo que pudiéramos pegar con ella un número satisfactorio de muestras. Además un exceso de temperatura puede hacer surgir burbujas de aire de las grietas que nosotros no hayamos controlado durante el pegado.

Micratec es la mejor resina, pero resulta bastante cara, por lo que hay que intentar sacarle un buen rendimiento en su periodo de vida, que suele ser de un año o año y medio.

Con un par de gotas de ambos componentes se pueden pegar alrededor de diez láminas de promedio en cada tanda, intentando utilizar toda la mezcla antes de que esta se polimerice. Esta es la parte más delicada ya que hay que contar con tiempo suficiente para eliminar las

burbujas de aire de cada preparación (se ha de hacer buscándolas por reflejo contra la luz y girando la muestra contra el cristal hasta que dichas burbujas desaparecen por los bordes). Si las burbujas no desaparecieran lo mejor es aplicar otra capa de pegamento y volverlo a intentar. Cuando a pesar de todo no desaparecen, seguramente se debe a que no hemos realizado bien la cara o a que la muestra es demasiado porosa. En el primer caso debemos limpiar la pastilla con alcohol y desbastar hasta asegurarnos posteriormente de que la cara es perfectamente lisa, para después volverla a pegar. Si la muestra es demasiado porosa, deberemos englobarla con resina en la cámara de vacío (en este caso sí es recomendable utilizar estratil).

Los tipos de problemas que se presentan cuando intentamos realizar láminas compuestas se refiere por un lado a la realización previa de las caras y por otro al cortado posterior de la preparación. Caras perfectamente planas son más difíciles de realizar cuanto más pequeña es la sección y es una de las razones por las que en principio lo intentábamos englobando los ejemplares en resina, pues así aumentábamos la superficie. La parte más delicada es en realidad el cortado del ejemplar en regiones apicales. La máquina que tenemos en el laboratorio está teóricamente preparada para realizar cortes mecánicos acoplando una serie de accesorios. Sin embargo en la práctica el método es realmente más complicado principalmente a la hora de fijar el ejemplar, resultando difícil orientar correctamente el corte. En nuestro caso las secciones las hemos realizado a pulso utilizando un disco fino. Si el corte está bien hecho (en esto la experiencia es un grado) el disco sólo se lleva alguna décima de mm. de material en el corte, con lo que en un ejemplar de 15 mm de longitud, puedes realizar 7 cortes perdiendo no más de 2mm.

La mayor pérdida de material se produce al realizar la segunda fase de cortado, una vez ya están pegadas las pastillas en el cristal. En esta parte, sólo podemos utilizar un disco de mayor radio y por tanto más grueso. Además el corte debe ser completamente mecánico, utilizando para ello un cilindro hueco que está unido a una máquina de vacío y que baja automáticamente mediante un motor adicional en la máquina. Este corte no debe intentar realizarse demasiado pegado al cristal porque al final el disco acaba estropeándose. Esto sucede porque al entrar el disco en contacto con la preparación comienza el corte sobre la resina, que normalmente ha formado una superficie curva alrededor de la muestra. Esto hace que el disco se escurra ligeramente antes de comenzar a cortar, de modo que el corte se realiza forzando el disco. A final la manera que afecta menos al disco y que evita tensiones y roturas en el corte, es seleccionar desde un principio una mayor separación. Al final, de un ejemplar de 15 mm en el que se han realizado 7 cortes y todos ellos se incluyen en la lámina delgada, acabamos perdiendo algo menos de la mitad del ejemplar.

No siempre es necesario incluir todas las secciones en la lámina delgada y por tanto no siempre perderemos todo ese material. En cualquier caso, si la lámina está bien ajustada, la información que brinda es realmente muy valiosa, proporcionando datos morfológicos mucho más precisos que los observados en un peel, además de proporcionar información microestructural de comparación.

Estas láminas compuestas de varios cortes pueden dar problemas si al pegarlas no se tiene cuidado de que todos los cortes hayan recibido una presión adecuada y similar. En preparaciones como estas no se puede utilizar una prensa para que el pegado se efectúe bajo presión homogénea. Aún en el caso de un solo corte no es conveniente dicho método, ya que las pastillas obtenidas en corales solitarios rara vez tienen los lados paralelos (las mismas formas externas de estos fósiles son irregulares) y la prensa sólo conllevaría desequilibrar el esfuerzo de presión, en lugar de homogeneizarlo.

En nuestro caso lo que mejor parece funcionar es colocar en el cristal las secciones pegadas unas con otras y que su colocación sea realizada con la mayor continuidad posible. El

peso de las pastillas de corales con tamaños tan reducidos es pequeño y la viscosidad del pegamento es suficiente como para retenerlas en la posición en la que las hemos puesto, sin que se provoquen distorsiones importantes que puedan observarse en preparaciones de más de 20 micras.

Con este método no es difícil conseguir grosores que rondan las 30 micras para todas las secciones de la misma lámina. En estos espesores ya se observan caracteres microestructurales, que pueden ser válidos si se realizan láminas ultrafinas en ejemplares seleccionados de cada grupo, en las que se puede aclarar el detalle de primer y segundo orden de los elementos microestructurales, no observable a 30 micras.

Una lámina con varias secciones como la que hemos descrito, unida a un esquema externo cuidadosamente realizado constituyen la herramienta básica de nuestro estudio de variabilidad y dan una cantidad de información sustancialmente mayor y de más calidad que la obtenida con otros tipos de técnicas. Quizás las zonas apicales referidas a los dos o tres primeros milímetros de la longitud del ejemplar (secciones que en la mayoría de los taxones varían entre 0,5 y 2mm de diámetro) son las que corren más peligro de ser malogradas. En nuestro caso resulta que estas regiones prácticamente no están conservadas, unas veces porque desaparecieron en distintas fases tafonómicas, pero más corrientemente porque los procesos de alteración en afloramiento (costras pedogénicas y facetas de desgaste) acaban por borrarlas antes que a otras zonas (pensemos que la misma faceta de disolución que afecta sólo superficialmente a la zona externa de un corte calicular borra por completo una zona apical).

En cualquier caso, si se observa que las regiones apicales (como mucho los primeros 4 mm de la longitud) son abiertas y están bien conservadas quizás, si el interés es grande, puede ser conveniente englobarlas en resina para intentar secciones seriadas con ellas.

Los pasos a seguir una vez hemos cortado por segunda vez, consisten simplemente en rebajar las secciones que quedan pegadas en el cristal. El grosor al que suele quedar la lámina si hemos seguido los pasos tal y como aquí se describen, es más o menos de 200 a 300 micras. Parte de este grosor puede ser rebajado utilizando la corona y con el sistema automático de bajada. Sin embargo yo prefiero bajar manualmente el brazo de la cortadora. La bajada automática es continua y esto provoca indefectiblemente, aunque lo pongas a una velocidad muy baja, que el rebajado vaya perdiendo intensidad, provocando un efecto de bisel que posteriormente es muy peligroso a la hora de terminar la preparación. Bajándolo a mano se puede crear un escalón subiendo y bajando el brazo, lo que facilita la labor de la corona y la homogeneidad en el espesor del corte es algo más fiable. Por supuesto existen máquinas que bien calibradas realizan esta labor con gran precisión, pero nosotros no disponemos de ellas.

No se debe intentar rebajar con la corona más allá de las 70 micras. Una vez has conseguido este espesor es conveniente pasar a las bandejas de carborundo. Tanto cuando haces las pastillas como cuando estás terminando las láminas es necesario observar las siguientes indicaciones:

Hay que cambiar los cristales de cada bandeja con cierta asiduidad (más asiduamente aquellas bandejas usadas para granos más gruesos) ya que el desbastado produce ondulaciones que pueden dificultar o hacer problemático el rebaje y la planaridad de la sección.

El paso de una bandeja a otra debe ir precedido de una limpieza con chorro de agua, de la pastilla o la lámina, para evitar la contaminación entre las bandejas. Así mismo las bandejas deben ser limpiadas cada vez que cambiemos de material a desbastar.

Como estamos hablando de desbastar a mano, es pertinente seguir también la siguiente recomendación: para terminar las láminas no se debe presionar demasiado y es conveniente cambiar constantemente la dirección de apoyo de los dedos. Esta precaución sirve para no

desequilibrar el desbastado, ya que se puede producir un efecto de bisel que haga que la lámina esté a punto de perderse por un borde y sin embargo quede gruesa por el otro. En nuestro caso utilizamos las bandejas de 600, 800 y 1200, siempre vigilando el efecto de bisel y permaneciendo más sólo en la bandeja de grano más fino.

Las láminas se terminan puliéndolas con alúmina y grabando la sigla con una punta de diamante sobre el vidrio. Si se quiere se puede proteger con resina y un cubre encima. Sin embargo nosotros preferimos no hacer esto, al menos durante el tiempo que dura la investigación, ya que en algunos casos podemos necesitar la lámina para hacer un retoque, rebajar un poco el grosor, observar en el microscopio electrónico o en catodoluminiscencia. Es por esto que muchas veces utilizamos para cubrir las preparaciones laca de uñas transparente que posteriormente puede ser fácilmente disuelta con acetona.

D)* Metodología para la observación microestructural. -

A parte de láminas como las descritas, hemos realizado láminas ultrafinas además de haber preparado secciones para el microscopio electrónico. Todas estas preparaciones han servido para comenzar a comprender la esqueletogénesis y para conseguir utilizar los datos microestructurales que ya se observan en láminas convencionales, pero que sin el detalle de las ultrafinas en cada grupo, realmente no pueden comprenderse ni contrastarse.

El método de realización de láminas ultrafinas, inspirado en LAFUSTE, 1970, es en realidad similar al de las láminas normales, con la diferencia de haber pulido cuidadosamente la preparación antes de pegarla y con un proceso final de acabado más laborioso.

El pulido debe ir precedido de una limpieza a fondo de la pastilla, siendo recomendable utilizar ultrasonido. Para pulir utilizo alúmina de 0,05micras, aunque existen alúminas más finas. Esta labor suele hacerse sobre un disco giratorio en el que se puede graduar la velocidad; encima de este disco colocamos un paño de fieltro que hemos empapado en agua y que si es nuevo impregnamos de alúmina. Al utilizar el disco, la velocidad de giro hace escurrir hacia fuera el agua con la alúmina con lo que constantemente tenemos que reponer de alúmina el paño y se malgasta ciertamente mucho polvo que aún podría servir. En mi caso prefiero pulir a mano, sobre un paño impregnado de alúmina pegado a un cristal. No se tarda mucho más y controlas mejor que la superficie del pulido quede lo más plana posible ya que sucede que pulir sobre un disco con más velocidad de la adecuada, redondea indefectiblemente los bordes y estropea la sección en todos los sentidos.

Las láminas ultrafinas al estar rebajadas hasta las cinco micras de espesor, son sensibles a la menor desviación de la planaridad y al menor bisel. Es por esto que las láminas ultrafinas no deben contener más de una sección y por lo que deben ser realizadas con mucha mayor precaución.

Hay que llegar a la bandeja de 1.200 sin haber provocado desequilibrios ni biseles en la superficie. Una vez en el 1.200, con la preparación a unas 30-40 micras, se debe desbastar con suavidad y paciencia, siempre vigilando que la bandeja no tenga demasiada agua y controlando constantemente los colores de interferencia de los cristales de la microestructura para calcular más o menos el grosor (para esto es imprescindible tener un microscopio con polarizadores en el laboratorio).

Inmediatamente por debajo de las 30 micras comienzan a observarse colores de interferencia. Los primeros tonos son suaves. Debemos continuar con mucha suavidad en la bandeja de 1.200 hasta llegar aproximadamente a las 20 micras, que es cuando los colores pastel comienzan a hacerse más intensos. La fase del desbastado que va desde las 30 a las 20 micras es el más delicado ya que es frecuente que salten cristallitos de los bordes de la preparación que

rayan toda la lámina. Es por tanto muy importante sentir el tacto de la lámina sobre el carborundo: en cuanto saltan granos lo notaremos porque este tacto se vuelve arenoso. Si estábamos girando con suavidad quizás no haya grandes desperfectos, pero si estábamos apretando es seguro que la lámina queda totalmente marcada porque el tamaño de los granos que saltan siempre es superior al grosor de la lámina y ya no puedes eliminarlo. Una vez que hemos notado que saltan los granos hemos de limpiar la preparación y dejar de desbastar, a pesar de que no hayamos alcanzado el espesor deseado de 20 micras.

Tras limpiar cuidadosamente de carborundo la preparación, volvemos al pulido, aunque ahora es completamente necesario poseer un molde de plástico con el que poder manejar la lámina sobre el paño. Si la lámina a quedado a 20 micras en el paso anterior, la lámina ultrafina no tiene porqué ser difícil de conseguir. Hemos de pulir hasta tener brillo y posteriormente continuar teniendo en cuenta que la alúmina tiene poder abrasivo sobre el carbonato del esqueleto (aunque claramente menor que el carborundo). Por esto el tamaño de grano de la alúmina conviene que no sea el más fino, pues rebajar en estas condiciones puede convertirnos en personas irritables. Lentamente vamos rebajando el grosor, siempre puliendo cuidadosamente para no producir biseles o que estos sean aceptables (una vez más prefiero realizar esta fase a mano ya que controlo mejor la planaridad y la homogeneidad del pulido).

La lámina es ultrafina cuando los colores de interferencia de los cristales de la microestructura varían de amarillo-anaranjado a blanco-negro y podemos observar con nitidez el contacto entre los cristalitos. Como es muy difícil obtener una superficie amplia sin el más mínimo bisel, lo normal es que partes de la sección queden de colores más fuertes (los tonos de azul-violeta son los previos al amarillo-anaranjado). Dado que las silicificaciones son corrientes en el material y la sílice es más dura, las zonas alteradas siempre quedan como islotes elevados en la preparación que crean a su alrededor un halo multicolor.

La preparación de muestras para el microscopio electrónico resulta más sencilla que la de láminas ultrafinas pero como veremos tiene actualmente muchos más inconvenientes.

El microscopio a nuestro alcance actualmente es un modelo que admite un tamaño de muestra no mayor de 6 o 7mm de diámetro aunque es preferible que sea menor. Esto impide la posibilidad de utilizar las láminas delgadas y obliga a fragmentar aún más el ejemplar.

La sección elegida debe estar cuidadosamente pulida. Tras haber sido pulida con alúmina se ataca durante aproximadamente 5 segundos con una solución muy diluida de ácido fórmico, al 2% y realizada con agua destilada (OTTO KÄLIN, 1994, comunicación personal). Las primeras muestras que realicé no fueron atacadas tan suavemente y el resultado no fue bueno, ya que la disolución borra de modo desigual los bordes reales de los cristales alterando su forma, además de disolver también de manera demasiado profunda en el interior de los mismos.

La muestra ha de pegarse en un cilindro metálico teniendo cuidado de que el pegamento no aisle completamente la muestra de la base metálica, lo que impediría la conducción. Nosotros utilizamos una gotita de loctite, lo que hizo que no pudieramos despegar posteriormente algunos fragmentos. Quizás haya mejores métodos para fijar la muestra.

El cilindro se introduce en una máquina que deposita una finísima capa de oro-paladio sobre los fragmentos, lo que servirá para que el haz de electrones pueda transmitirse por su superficie y se forme la imagen. Una vez cubierta, la muestra se introduce en la cámara de vacío del microscopio. Sólo cuando el vacío es casi perfecto comenzamos a ver las imágenes.

Las principales pegas a este método de observación son en realidad coyunturales. La principal de ellas se refiere al centro de microscopía al que tenemos acceso, donde no hay posibilidad de manejar personalmente el aparato y no puedes viajar tranquilamente por la imagen buscando lo que te interesa, aparte de la mala gestión que se hace, o se ha hecho durante mucho

tiempo, de los negativos.

Las muestras con el ataque correcto, han sido realmente interesantes, principalmente en aspectos de nivel infraelemental (ver capítulo de Justificación de la microestructura) y desde luego sería interesante continuarlos, cosa que algún día realizaré cuando pueda acceder a un microscopio electrónico que funcione mejor y en el que puedan introducirse láminas delgadas completas, que es el mejor modo de controlar la zona a la que nos estamos refiriendo.

E)* Métodos gráficos utilizados.-

Quizás pueda resultar chocante, pero casi más complicado que realizar las preparaciones que hemos descrito más arriba, ha resultado la realización del fotografiado y de los dibujos y esquemas basados en las mismas.

Desde un principio desheché la posibilidad de realizar el trabajo de dibujo mediante cámara clara, a pesar de que dicho método es ampliamente utilizado entre los especialistas de corales, tanto para morfología como para microestructura. Esta actitud es puramente personal y se debe quizás a que seguir los contornos en la cámara clara mirando por la lupa, me resulta un método excesivamente cansado y difícil. Además no tengo la posibilidad de utilizar este accesorio en un microscopio con nícoles, con lo que tampoco podría utilizarlo para el estudio microestructural.

En lugar de cámara clara, he preferido utilizar fotografías, realizadas sobre todo tipo de aspectos de los corales. Un problema de utilizar fotografías es que necesitas realizar gran cantidad de ellas, más aún en un trabajo exhaustivo como el que aquí presentamos. En este sentido la técnica de incluir todos los cortes posibles de un ejemplar en la misma preparación hace que sean necesarios menos negativos y que la información sea más manejable. Aunque al principio realizaba todas las fotografías en blanco y negro para que pudieran ser utilizadas también para las láminas definitivas, finalmente me decidí por las fotografías a color que son claramente mejores para dibujar (se ven mejor los detalles) y además puedes disponer de positivos en el mismo momento de realizarlas (positivos estándar de 10x15 cm., de las fotografías normales).

El método para dibujar: en principio parecería que con disponer el papel vegetal sobre la fotografía y calcarla es suficiente. Personalmente no he logrado buenos resultados así, ya que se confunden límites y no puedes detallar la estructura interna observable. A este respecto pensamos que lo mejor es utilizar papel de acetato de grosor medio (papel de transparencias para fotocopidora 3M, PP2500). El principal inconveniente del acetato es que tenemos que usar rotuladores indelebles para escribir en superficies como vidrio u otros. Entre estos rotuladores no hay ningún tipo cuyo grosor de trazo pueda servir para hacer dibujos de detalle y por tanto nos vemos obligados a repetir el dibujo, una vez de la fotografía al acetato y otra, del acetato al vegetal.

Sin embargo, últimamente hemos descubierto que el rotring más fino (0,1) sí se fija en el acetato. El rotring 0,2, si lo manejas despacio sobre la transparencia también da resultados. Tamaños mayores de rotring son imposibles de utilizar ya que producen trazos irregulares que además se borran aún más fácilmente. En cualquier caso, dibujar desde una foto directamente sobre el acetato es el método perfecto en cuanto que el resultado es de calidad y ahorras muchísimo trabajo (reduces más de la mitad). Sólo hay dos inconvenientes: por un lado se debe ser muy cuidadoso de no poner los dedos sobre las zonas ya dibujadas por que éstas pueden borrarse (yo utilizo un papel para apoyarme sobre las zonas ya dibujadas) y por otro lado para conservar los originales del dibujo una vez terminada la lámina, pues es conveniente colocarla del revés contra un folio en blanco o bien hacer rápidamente una fotocopia de calidad que

quedaría como original (es conveniente utilizar una cartulina gruesa más que un folio para realizar la copia).

Dibujar las secciones es una cosa y diseñar las láminas definitivas es otra. Dado que para el dibujo es mejor contar con positivos de cierto tamaño, al final nos juntamos con láminas que presentan secciones de ejemplares realizadas a muy diferentes escalas. Muchas veces hay errores en la orientación o también huecos en la lámina. Para evitarlo podemos realizar de antemano una lámina recortando y pegando las zonas de las fotos que vamos a dibujar, aunque debemos utilizar un pegamento que sea removible si no queremos perder la foto para la lámina definitiva.

Aún mejor y más adecuado es utilizar algún programa de dibujo. Con un ordenador actual más o menos modesto podemos importar imágenes escaneadas y realizar retoques en la orientación, escala y perfección de los trazos y rellenos, además de poder almacenarla de modo más seguro (en un disco compacto). El programa que hemos utilizado nosotros, aunque sólo en la fase final de esta Tesis, es Photo Paint de Corel-Draw, aunque seguro que los hay más complejos y sofisticados.

F) * **Breve historia sobre cómo se ha realizado esta Tesis Doctoral.-**

Las técnicas que hemos ido refiriendo pueden ser consideradas más como un resultado que como algo que ya estaba claro al comenzar el estudio y que ha sido utilizado de forma sistemática.

Tras la terminación de la Tesis de Licenciatura, pasó un año antes de que volviera a retomar en serio la investigación sobre CRSSD. En principio mi objetivo era seguir estudiado el grupo, pero al no haber encontrado nuevos afloramientos, empecé a probar con un estudio sobre la ontogenia y la variabilidad. Escogí el grupo de *Soschk. ?-Clav. ?* con el que comenzar un análisis sistemático con cortes seriados en todos los ejemplares. Lo primero que realicé fueron los cerca de 800 cortes en lámina delgada para 90 ejemplares estudiados. Posteriormente comencé a estudiar el valor de los rasgos, para lo que organicé la información por niveles estratigráficos y diseñando un tipo de gráficos en el que poder representar todas las variables consideradas (ver figura con los cuadros de variabilidad).

En estos cuadros vi que era además necesario incluir la forma externa. Para esto tuve que volver a recomponer los restos de los corales con plastelina y dibujarlos de nuevo ya que los dibujos antiguos no estaban hechos a escala.

Dado que tenía ciertas dificultades a la hora de realizar los citados cuadros de variabilidad decidí fotografiar todos y cada uno de los cortes realizados y posteriormente los dibujé sobre papel de acetato. Tras este árduo trabajo realicé gráficas para cada afloramiento, analizando los rasgos uno a uno.

Todo este trabajo que me llevó más de un año (año 1992-93) no resultó dar grandes resultados. Faltaba algún tipo de comprensión para observar los rasgos correctamente. Así empecé a pensar que podría tener en cuenta la microestructura. Pero pensar en la microestructura era complejo y de momento sólo supe basarlo en alguna intuición. En un principio estaba convencido que la microestructura lamelar era original pero no sabía como demostrarlo. Por contraposición quizás, el considerar la microestructura lamelar como original, me hacía pensar que muchas otras texturas eran diagenéticas (principalmente texturas fibrosas de los mesoplasmas abiertos). Así comencé a desarrollar ideas en este sentido respecto al desarrollo de mesoplasmas aserrados en *Soschkineophyllum? rodriguezi* que consideraba de origen diagenético. Llegué incluso a darme cuenta por primera vez que en la zona de eje de los mesoplasmas abiertos aparecían zonas de impurezas. Como pensaba que el origen era diagenético, interpreté que dichas manchas eran fantasmas de antiguas LMN, ahora alteradas. Para todo ello, hice tablas de

variabilidad con la distribución de estas disposiciones y la conclusión era tajante:

Si la microestructura lamelar era original también lo eran las disposiciones aserradas y muchas otras en relación con mesoplasmas abiertos. Ví que había un reflejo taxonómico de algún tipo. Todo esto resultó frustrante, pues todas las ideas que había tenido estaban en realidad mal enfocadas, quizás dirigidas por un exceso de celo a la hora de intentar demostrar que la microestructura lamelar era original.

En el verano de 1993 recibimos la visita de J. Fedorowsky. En una de las ocasiones, él me mostró un ejemplar de CRSSD, recogido en la Tabla de Lechugales, un afloramiento de la cordillera Cantábrica de edad Kasimoviense y me preguntó que qué creía yo que podía ser. No supe contestarle en aquel momento y él me dijo que era un nuevo tipo de *Cyathaxonia* que no tenía desarrollo de columnilla axial y que probablemente correspondía a un género nuevo.

Más tarde nos dimos cuenta de que la forma de la Tabla de Lechugales sí tenía columnilla, pero ésta era lobulada y dichos lóbulos parecían continuación de los extremos septales. Sólo considerando caracteres microestructurales se podía distinguir una interpretación de otra. Las diferencias que además podía observar con los ejemplares de los Santos eran tan llamativas que decidí realizar un trabajo sobre las mismas.

Para dicho trabajo observé mis láminas convencionales que estaban más finas (no menos de 25-30 micras) y decidí acudir al microscopio electrónico. Cuando por fin pude tener los negativos organicé una comunicación para las X Jornadas de Paleontología celebradas en Madrid (Noviembre de 1994) en donde presenté mis resultados sobre la microestructura de *Cyathaxonia*. Tras dicha presentación, Esperanza Fernández (especialista en corales Tabulados) me animó a que realizara láminas ultrafinas y comprobara realmente la diferencia.

Por aquel entonces yo había seguido cavilando sobre la manera de demostrar la naturaleza original de la microestructura lamelar y empecé a fijarme en las perforaciones. Ese mismo año de 1994 recibimos la visita de William J Sando y cuando le comenté la idea de que las perforaciones demostraban que la microestructura lamelar era original él me animó a presentar un trabajo en el Fossil Cnidaria de 1995.

Además de estas líneas de investigación, ya había comenzado a trabajar sistemáticamente con el nuevo material de Guadiato y todo parecía acumularse. Sin embargo algo seguía fallando en la observación de los caracteres. De este modo, aunque yo hasta entonces pensaba que las láminas ultrafinas quizás no serían necesarias (con láminas convencionales algo más finas y microscopio electrónico pensaba que podía valer) decidí hacer caso a Esperanza Fernández, que tenía bastante experiencia en observación de láminas ultrafinas y estaba trabajando con gente de la escuela francesa.

Durante un mes y medio intenté hacer láminas ultrafinas según varios métodos, basados en las instrucciones generales dadas por Sergio Rodríguez. Al fin en las navidades de 1994, conseguí ver la primera lámina ultrafina y era tal la diferencia de calidad y nitidez, que rápidamente me puse a realizar este tipo de preparaciones.

Sólo me quedaba un año de Beca y todo el trabajo por delante además del congreso de Madrid del Fossil Cnidaria de 1995. A pesar de todo continué mi investigación sobre *Cyathaxonia* y en mi estancia en la universidad de Tübingen en Mayo de aquel mismo año pude ver la colección de CRSSD del Carbonífero superior de la Cantábrica del doctor J. RINKLEFF había conseguido recolectar para su Tesis Doctoral. Dado que no había realizado láminas delgadas, pedí a J. KULLMAN que me dejara los 500 ejemplares de *Cyathaxonia* para estudiarlos en Madrid. Aquí hice cortes seriados y láminas ultrafinas con todos ellos y devolví los restos a J. KULMANN durante su estancia en el congreso de Madrid. Las tablas de variabilidad de todas estas láminas han sido realizadas y sólo falta redactar una memoria, aunque he pospuesto la

finalización de este trabajo para después de la terminación de esta Tesis Doctoral.

A la par que el trabajo con *Cyathaxonia*, la realización de cortes seriados con el material de Guadiato y la realización de láminas ultrafinas (he realizado cerca de 100 láminas ultrafinas y cerca de 5.000 cortes en lámina delgada convencional para esta Tesis), seguí adelante con el trabajo de las perforaciones y la microestructura y además empecé a preparar otro trabajo sobre una asociación de corales encontrada en la localidad de Ribadesella (ver RODRÍGUEZ, FALCES & CÓZAR, 1997). Para este otro trabajo realicé al menos 50 láminas delgadas y un minucioso trabajo principalmente de índole tafonómica, que junto con las observaciones que iba reuniendo para el trabajo de las perforaciones me volvió a meter de lleno en temas de diagénesis y alteraciones de los esqueletos de CRSSD.

Sólo una vez terminado el grueso de las preparaciones comencé la redacción de la Tesis Doctoral, con el "pequeño handicap" de que ya se me había terminado la beca. Tuve que ponerme a trabajar en otra cosa y por tanto la redacción y las figuras han tardado el doble en ser realizadas.

A pesar de todo el tiempo utilizado sé que muchos de los temas abordados podrían haber sido más exhaustivos y que la cuestión gráfica podría estar mejor diseñada. Si los diferentes temas comenzados con esta tesis llegan a ser suficientemente interesantes, serán publicados y para entonces realizaré un diseño de la cuestión gráfica más pedagógico y la normalización de los métodos de exposición y de análisis de cada grupo. En realidad aunque pudiera, tampoco no me parece conveniente incluir dicha normalización en la Tesis, ya que se borrarían los diferentes pasos que nos ha costado su realización.

***Capítulo IV:**

Justificación de la microestructura.-

A) Introducción.

Para exponer una organización taxonómica apoyada en datos microestructurales, primeramente hemos de justificar la validez de los mismos, máxime cuando dicha validez sigue siendo hoy en día discutida (SORAUF, 1993).

Este capítulo en realidad forma parte del análisis y descripción de los procesos tafonómicos que han afectado a las partes esqueléticas de los fósiles en estudio. Dividir de este modo la tafonomía es en nuestro caso justificable por la necesidad de definir una base firme desde la que establecer la organización taxonómica.

B) Diferencias principales entre microelementos de corales paleozoicos y post-paleozoicos.

B-1) Introducción.

Este primer epígrafe expresa una parte fundamental de la discusión: la dicotomía paleozoico- postpaleozoico.

De ser real esta separación, los microelementos paleozoicos deberán ser diferentes, al menos en parte, a los microelementos observables en corales post-paleozoicos, y dentro de éstos, lo que es más importante, a las formas actuales, en las que es posible postular un modelo de biocristalización mediante la observación directa del proceso (GOREAU, 1959).

¿Impiden dichas diferencias que el modelo vigente explique la génesis de las microestructuras Paleozoicas?. Si la respuesta fuese positiva, ¿es estrictamente necesario un modelo de biocristalización alternativo para usar las microestructuras como un criterio taxonómico? ¿cómo sería dicho modelo?....

B-2) Métodos de observación.

Para intentar resolver estas cuestiones lo primero es investigar asentando un método observacional satisfactorio.

Es lógico pensar que las láminas delgadas convencionales, que tienen un grosor por encima de las 30 micras, no serán resolutivas para el estudio y caracterización de elementos con dimensiones menores (ver fig. 10E). Esta afirmación queda demostrada por los numerosos ejemplos que han sido descritos en la literatura.

Uno notable (entre otros muchos) lo constituye la historia en el estudio de las microestructuras en el grupo de los Heterocorales. Hasta la década de los ochenta había dos opiniones encontradas; así autores como HILL (1956) ó POTY (1978) daban una interpretación diferente a la propuesta por otros como YABE & SUGIYAMA (1939), SCHINDEWOLF (1941) ó ROZCOWSKA (1969) en el sentido de afirmar que lo que habían descrito como "lamelar" era realmente fibroso.

Según HILL (1956) ó POTY (1978) el aspecto lamelar descrito por los otros autores, podría ser debido a las líneas de crecimiento del tejido fibroso. Un estudio microestructural (LAFUSTE, 1981) basado en una nueva técnica, las láminas ultrafinas (LFP de LAFUSTE, 1970) hizo ver que las supuestas fibras estaban compuestas de elementos lamelares, apilados en bandas perpendiculares al borde de la muralla (de ahí su "aspecto" fibroso). El tamaño de los elementos hacía que no pudieran ser observadas claramente en Lámina delgada convencional.

Efectivamente este tipo de elementos lamelares son aparentemente paralelos a líneas de crecimiento que pueden aparecer en las diferentes estructuras y por tanto el no poder distinguir elementos concretos más allá de dichas líneas hizo pensar a muchos, que tales no existen (KATO, 1963) o que son al menos discutibles.

Tanto elementos fibrosos como gránulos y lamelas son constituyentes básicos actuales de los fósiles de corales paleozoicos. Estos tres tipos principales de elementos solo pueden ser estudiados, a nivel elemental, es decir, contornos, medidas, propiedades ópticas, inclusiones y contactos mutuos, mediante dos tipos de técnicas.

La técnica más completa es la ya citada de las láminas ultrafinas (LU). Consiste (ver apartado de técnicas) en una lámina delgada convencional en la que han sido pulidas las dos caras y el grosor ha sido reducido a menos de 5 micras, frente a las más de 30 de la lámina convencional. Con estas preparaciones pueden observarse a la perfección contornos, medidas, propiedades ópticas, inclusiones y contactos mutuos. Esto es por supuesto, suficiente para caracterizar la microestructura a nivel elemental y también a niveles superiores de organización.

Ahora bien, esta técnica está limitada en dos puntos: por un lado hace falta bastante experiencia para identificar exactamente cada tipo de corte de los distintos elementos, siendo muy importante que las secciones estén cuidadosamente orientadas; por otro lado, no es resolutivo a nivel subelemental, es decir, en el estudio de la estructura interna cristalina de cada elemento la lámina ultrafina no da una información completa (a excepción de la distribución de las inclusiones, ver por ejem. LAFUSTE & TOURNEUR, 1991b).

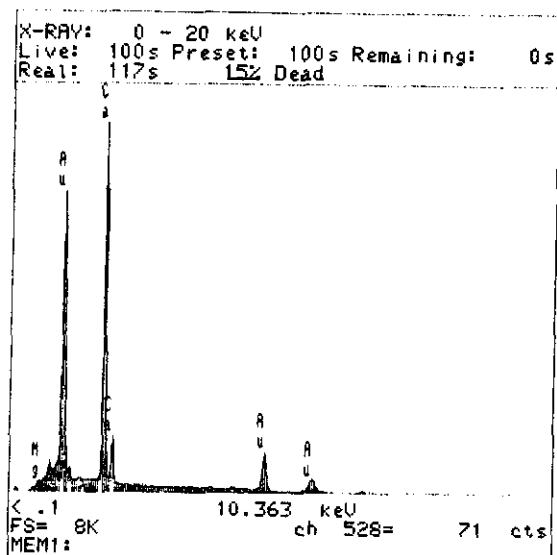
El Microscopio Electrónico de Barrido (M.E.B.) ha sido utilizado en estudios microestructurales desde finales de los años 60 (SCHOUPE & STACOU, 1966) principalmente en estudios de tipo morfológico, mediante secciones pulidas y atacadas o bien superficies con rotura inducida.

En estudios de tipo morfológico es decir similares a los que podrían hacerse con lámina ultrafina, el M.E.B. tiene varias desventajas:

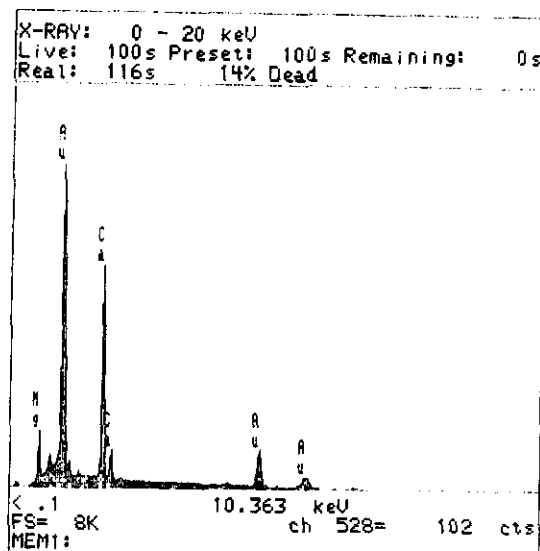
- La más importante y obvia es la imposibilidad de contar con las propiedades ópticas de los cristales.
- Además, el ataque provoca el deterioro de los contactos entre elementos (esto podría solventarse con un ataque muy leve).
- Por otro lado un inconveniente que considero importante tiene que ver con las condiciones de conservación de la información. Una imagen M.E.B. no es un objeto que pueda ser consultado en una institución para su estudio detallado, como puede serlo una lámina delgada o una Ultrafina. Habría que volver a preparar la muestra y reestudiarla en un M.E.B., cosa posible pero que resulta menos sencilla que consultar un archivo de láminas en un microscopio óptico.

A pesar de todo, en mi opinión, el M.E.B. soluciona los dos niveles de carencia de la lámina ultrafina. Es posible un estudio subelemental (si bien es conveniente un control con L.U.) que puede dar información valiosa respecto a composición (estudios de rayos X asociados a un M.E.B. o estudios de Microsonda) y detalles texturales internos de los elementos así como una cierta visión tridimensional de los mismos (ver fig. 9, C y B).

Como conclusión podemos decir que un estudio microestructural correcto ha de basarse en láminas ultrafinas seleccionadas tras un estudio con láminas delgadas convencionales y apoyada en el caso en que se necesite, por un estudio de M.E.B..



Gráfica 2: Realizada en la lamela.



Gráfica 1: Realizada a un lado de la lamela donde hay una zona relicta.

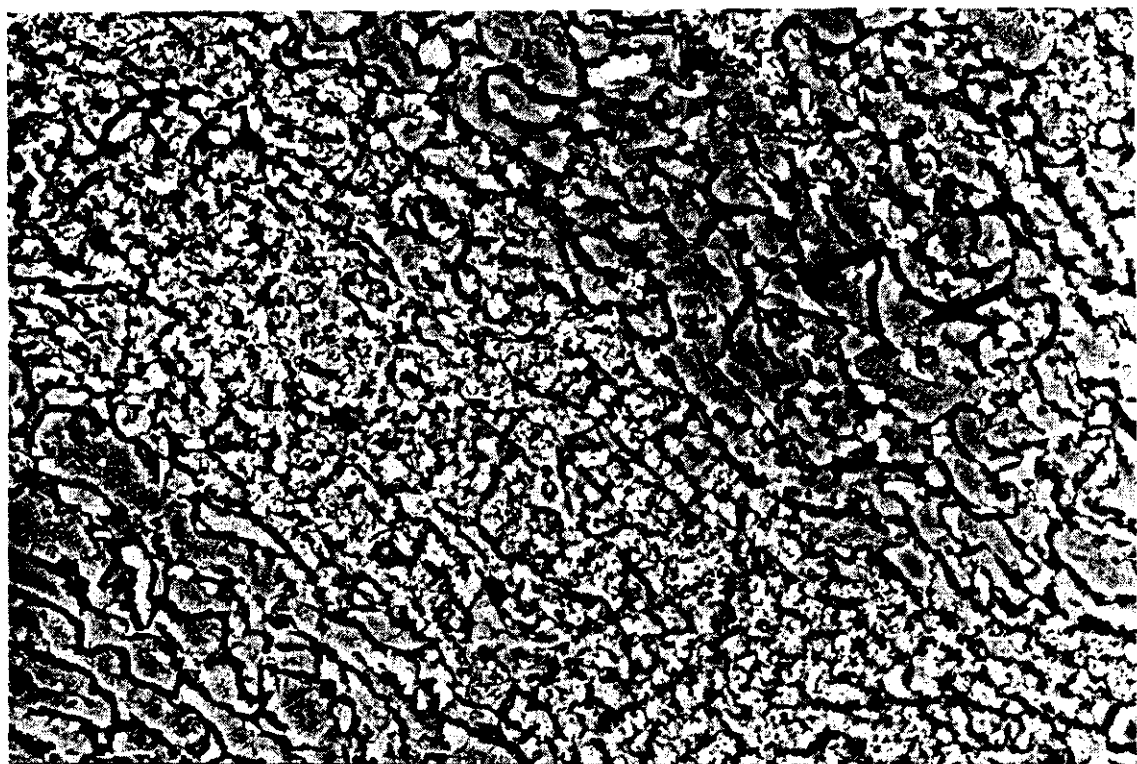
Figura 9.- Fotografías referentes a la composición de los corales rugosos y al aspecto que pueden mostrar en el M.E.B.

A.- toma de microscopio convencional con luz polarizada del ejemplar COU3-1 (*Zaphrentites* spp.). El ejemplar está intensamente silicificado, con desarrollo de sílice esferulítica ocupando todo el lumen, menos la zona externa de la muralla en donde aún se conservan zonas con la mineralogía original. En el borde entre ambas regiones observamos gran profusión de rombos dolomíticos (ver texto).

B.- toma al microscopio electrónico de la zona medular de un septo en corte transversal del ejemplar SS/3A-2 (*Maimonella lamellata*). La muestra está suficientemente poco atacada para que podamos observar los contornos de los microelementos y la distribución de las inclusiones (a1) e impurezas (a2). Las dos gráficas adjuntas nos indican el contenido en magnesio registrado en una zona de inclusiones (gráfica 1), siempre más alto que el de zonas adyacentes limpias (gráfica 2). Parte de esta fotografía está reconstruida en la figura 11-C.

C.- toma del microscopio electrónico en la zona medular de un septo nodoso en corte transversal del ejemplar SC/3-3 (*Rotiphyllum hudsoni*). La muestra está más atacada, observándose mejor el relieve de los elementos, pero peor sus contornos (se observan lamelas en cortes con orientaciones diferentes siguiendo lá cúpula formada en el septo).

D.- toma de microscopio convencional con nicoles semicruzados del ejemplar SSE/15'-9 (forma anómala relacionada con el plexo de *Ufimia*). En esta lámina observamos placas de crinoideos empotradas contra el coral y formando amasijos. Esta distribución ha sido interpretada como debida a disolución diferencial durante la compactación, que indicaría que los corales tienen una composición menos magnésica que las placas. En esta muestra obsérvese también el desarrollo de adaptaciones y deformaciones singenéticas así como gran profusión de grandes perforaciones.



20 μ m

B

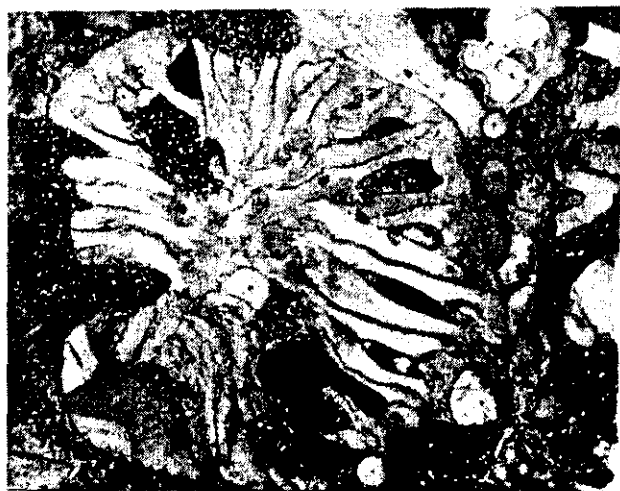


A



20 μ m

C



D

2 mm

B-3) *Diferencias composicionales*

Dentro del hecho de que el esqueleto de la mayoría de los cnidarios es de carbonato cálcico, la fase comúnmente observada en corales paleozoicos es de calcita. Esto contrasta con la mineralogía aragonítica de la mayoría de los grupos post-paleozoicos.

Bien conocida es la inestabilidad del aragonito en los medios diagenéticos. Su transformación en calcita es prácticamente inmediata en una escala geológica de tiempo (DULLO, 1985). El producto más corriente de esta transformación polimórfica es un mosaico calcítico o una micritización, que obliteran por completo la textura original (ver discusión de este tema en RODRÍGUEZ, 1989).

Tales términos son el producto final de un proceso de disolución y precipitación correlativos. Cuando el frente de disolución-precipitación es amplio la fase calcítica que precipita ha de rellenar un hueco mayor que si dicho frente es mínimo (RITTEL & STANLEY, 1993). Cuanto menor es este film de transformación (dimensiones en Amstrongs) mayor será el control que la fábrica previa ejerce sobre los nuevos cristales, de modo que dicha fábrica podría ser al menos parcialmente replicada (PINGITORE, 1970, 1976).

De todo ello una es la conclusión que me resulta más relevante: la calcitización no es un proceso totalmente homogéneo. Por tanto las muestras afectadas, es corriente que tengan información de la textura aragonítica previa, ya sea en forma de fantasmas (por ejemplo, inclusiones aragoníticas orientadas en cristales de calcita nemórfica, ver SANDBERG, 1984, 1985, también discusión en RODRÍGUEZ, 1989 ó MÁLIVA & DICKSON, 1992), zonas relictas (RITTEL & STANLEY, 1993) o simplemente zonas en donde la nueva calcita replica en cierto modo la textura original (PINGITORE, *op.cit.*). Así, en un conjunto de corales calcitizados cabría esperar patrones semejantes de conservación y por tanto poder distinguir todos o bastantes de los grados del proceso.

Es cierto que algunos autores esgrimen que la amplia variedad de texturas descritas y observables en corales paleozoicos y la aparición de más de un tipo en el mismo ejemplar es una prueba de que al menos parte de las mismas serían de origen diagenético (OEKENTORP, 1984). Pero aún es más evidente que dichas texturas desde luego no se corresponden a los términos intermedios que cabría esperar de la calcitización (SANDBERG, 1984, 1985).

Así pues, en corales Paleozoicos, en caso de aceptar la hipótesis de un origen aragonítico (OEKENTORP, 1972, 1984), habrían sido registrados principalmente términos en los que hay una perfecta replicación. Estos términos son, por supuesto, la excepción dentro del conjunto de fósiles calcitizados.

Así, teniendo en cuenta un sentido común que podríamos denominar "diagenético", es decir, aquello que se deduce del propio funcionamiento del proceso de calcitización del aragonito, resulta muy difícil postular que dicho proceso haya podido tener un funcionamiento exclusivo durante el Paleozoico, en el sentido de que sólo afectaría al grupo de los corales, frente a otros grupos de esqueleto aragonítico (por ejemplo, muchos grupos de moluscos) que se comportan ante la diagénesis del mismo modo que sus correlativos Post-Paleozoicos.

Son tantos los problemas que ha de solucionar la tesis del aragonito que, aunque evitaría tener que explicar biogénicamente muchas texturas únicamente paleozoicas, la mayoría de los autores más remisos en pensar que pudiera existir algo diferente al tejido fibroso, han ido abandonando esta opción (algunos de manera algo ambigua, como HILL, 1981, otros más claramente, como SORAUF, 1993) manejando sin embargo la posibilidad de explicar esas texturas que son consideradas secundarias, mediante la diagénesis de calcita magnesiana a calcita baja en magnesio, pues ésta última es la composición que ha sido registrada hasta ahora en fósiles de corales paleozoicos (RITCHER, 1972, SORAUF, 1977, BRAND, 1981).

La tesis calcítica está cimentada en la literatura, sobre tres tipos principales de argumentos que de momento parecen incontestables:

1) Los patrones composicionales de la calcita respecto al magnesio y los elementos traza (principalmente el estroncio) son propios de un resto originalmente calcítico (RITCHER, 1972, BRAND, 1981, ambos trabajos basados en datos de difracción de rayos x) y difieren claramente de los propios de fósiles de corales aragoníticos calcitizados y sin calcitizar (DAUPHIN, 1992).

Más en concreto los datos parecen indicar que esta calcita habría sido una calcita con cierto contenido en magnesio, 5-8 moles % o algo más, pero sin llegar a los 12-17 moles % propios de la calcita magnesiana (SORAUF, 1993).

2) La coexistencia en los mismos niveles de fósiles que conservan su mineralogía aragonítica y su textura original junto a corales con mineralogía calcítica (asociaciones de cefalópodos y corales del Carbonífero sup. descritos por LOWESTAM, 1963 según HILL, 1981).

3) Criterios texturales. La aparente buena conservación de las microestructuras "trabeculares" y fibrosas de corales provenientes incluso de periodos tan alejados como el Ordovícico sería una prueba de que su mineralogía calcítica es la original. Este criterio es citado por HILL (1981), aunque dicha autora no deje cerrada la posibilidad del aragonito (?).

-Por nuestra parte podemos aportar algunos datos y observaciones respecto a la mineralogía original :

1) Datos provenientes de observaciones realizadas durante sesiones de estudio microestructural con el M.E.B. del centro de microscopía electrónica de la U.C.M. Dicho microscopio consta de un equipo "Link" capaz de realizar un microanálisis de rayos X, mediante el que se puede conocer la composición porcentual en algunos elementos en un punto de la muestra. Este punto es conveniente que sea elegido con muchos aumentos, único modo de no errar en un análisis de tipo puntual.

En las muestras preparadas para su observación en el M.E.B., es corriente observar que los microelementos quedan atacados de forma diferencial, quedando poros de morfología romboidal a rectangular, que parcialmente están ocupados por una fase carbonática de tonalidad algo más clara y caras cristalinas poco nítidas (fig. 9B y un detalle dibujado en fig. 12C). Análisis con el equipo "Link" realizado en ambos tipos dentro de diferentes elementos esqueléticos, indican que el material más claro posee cierto contenido (no muy elevado) en magnesio, ausente en el resto del cristal (ver gráficas 1 y 2). Dichas características no tienen ninguna expresión en lámina ultrafina, donde los cristales son ópticamente homogéneos.

Estas exoluciones son características de los cristales individuales, sin que lleguemos a ver que las mismas pasan en continuidad de un cristal a otro o que forman zonas de mayor concentración dentro de regiones microestructurales determinadas. Es decir, que estas fases más magnésicas son características de los cristallitos individuales, pudiendo corresponder o bien a una leve reorganización diagenética del magnesio que no alteraría la forma original o bien simplemente a la distribución original del magnesio dentro de los mismos.

2) En lámina delgada convencional y lámina ultrafina hay otro tipo de observaciones indirectas que nos pueden dar algún dato composicional sobre corales paleozoicos; éstas se basan en los diferentes comportamientos y resistencias a fenómenos de disolución bajo presión observables en los distintos bioclastos calcíticos que aparecen en una misma facies.

Normalmente estos fenómenos quedan evidenciados por contactos estilolíticos típicamente aserrados. Sin embargo hemos observado que muchos contactos limpios y netos entre diferentes bioclastos interpenetrados son debidos también a fenómenos de disolución bajo presión, único proceso que podría explicar sus relaciones espaciales y la naturaleza neta de sus

contactos (ver fig. 9D). La interpretación de estos contactos de disolución que únicamente afectan a uno de los componentes pensamos que podría radicar en una posible diferencia composicional entre los mismos, más en concreto, distinto contenido en magnesio.

El caso de las placas de crinoide empotradas en los interseptos de un coral (fig. 9D), interpretadas en el sentido que hemos expuesto, concuerda con los datos conocidos de la naturaleza de calcita alta en magnesio propia de los equinodermos (LAND, 1967) y con la naturaleza supuestamente menos magnésica de los corales.

3) Completando los apartados anteriores vamos a citar una característica muy fácil de observar en ejemplares silicificados y que vuelve a poner de manifiesto la presencia del magnesio en la estructura de nuestros ejemplares. En zonas de sílice esferulítica, que reemplazan parte del tejido de los corales (ver apartado sobre silicificación) es corriente observar en sus zonas periféricas, rombos dolomíticos asociados (fig. 9A). El carbonato disuelto en el corazón de la mancha silícea es drenado por el sistema, pero dicha solución parece enriquecerse en magnesio (quizás menos móvil que el calcio) de modo que llega a precipitar en los bordes de la misma en forma de rombos dolomíticos.

-Concluyendo este apartado y después de lo expuesto, se justifica razonadamente la toma de una postura ante el asunto de la composición original. En nuestra opinión los corales paleozoicos (rugosos y tabulados) segregaban un esqueleto de calcita con contenidos intermedios de Mg.

Explicaciones a este gran cambio mineralógico en el paso Paleozoico-Mesozoico para grupos cercanos como rugosos-tabulados y escleractinios, ha sido explicado mediante teorías que postulan una distinta composición y condiciones en los océanos de los diferentes tiempos geológicos (SANDBERG, 1983, CUIF & GAUTRET, 1993).

Sin duda esta hipótesis no explica la desaparición de la organizaciones mesentéricas típicas en rugosos y tabulados y ausentes en escleractinios, y aunque parece que algunas formas de *Plerophyllina* del Pérmico superior muestran caracteres intermedios (SCHINDEWOLF, 1942, CUIF, 1980), aún hay que dar cuenta de un vacío en el registro de aproximadamente 20 millones de años entre los últimos corales paleozoicos y los primeros escleractinios triásicos (CUIF, 1980).

Nos parece más probable que dicho cambio geoquímico de las aguas oceánicas esté relacionado con los fenómenos de extinción de finales del Pérmico. Dichas extinciones permitirían que grupos cercanos a rugosos y tabulados, adquirieran la capacidad de segregar esqueleto. El hecho de que estos esqueletos fueran aragoníticos en lugar de calcíticos pudo deberse a la presión de selección provocada por el citado cambio geoquímico, hipótesis que casa bien con el origen polifilético que parece observarse en los primeros escleractinios (RONIEWICZ & MORYCOWA, 1993).

B-4) Caracterización textural. Diferencias.-

Los elementos constitutivos de los exoesqueletos de corales escleractinios actuales son conocidos desde antiguo (MILNE EDWARDS & HAIME, 1850, KOCH, 1882, OGILVIE, 1896). Hoy en día su uso en taxonomía de grupos fósiles está generalizada (RONIEWICZ & MORYCOWA, 1993), tanto mediante estudios directos en aquel material que conserva toda o parte de su estructura y composición original (estudios realizados principalmente en corales del Triásico y más esporádicamente en otras edades, ver MONTANARO-GALLITELLI, 1975, CUIF, 1975, RONIEWICZ & MORYCOWA, 1989), como mediante el estudio de la ornamentación septal externa (que es un producto de la organización interna microestructural) cuando el ejemplar está totalmente transformado (GILL, 1967, 1993).

De escleractinios se conoce no sólo sus elementos constitutivos y sus diversas arquitecturas internas, si no también un modelo de biocristalización suficientemente comprehensivo como para explicar la génesis de todas sus posibles disposiciones microestructurales.

A nivel elemental, existe un solo tipo de unidades: las fibras. Éstas son cristales de aragonito, alargados en el sentido de su eje "c". El tamaño de los mismos tiende a ser mayor en las zonas externas de la estructuras como fascículos y trabéculas. En cualquier caso es bastante pequeño (de 0,3 a 1,5 micras de grosor por aprox. 8-15 de largo medidas en HILL, 1981, pg.F8). La forma de los cristales consiste en fibras finas de borde homogéneo y liso y terminaciones poligonales (HILL, 1981, pg.F8).

La estructuración de estos elementos es según SORAUF (1972), de carácter esferulítico, pudiendo existir términos más o menos transformados. Así una trabécula (fig. 10-H1), principal elemento de desarrollo vertical del esqueleto, sería un esferulito transformado que se desarrolla a partir de un *eje de calcificación* del que parten lateralmente las fibras (ver definición en GILL, 1967, basada en la definición original de FRECH & VOLZ, 1896).

Cuando un elemento de desarrollo vertical y de composición fibrosa no tiene eje de calcificación se le denomina "*Water jet*" (en chorro de agua o simplemente "en chorro", fig. 10-H2) o "*Penicillate*" (de pincel?, fig. 10-H3) según sea el ángulo de divergencia de las fibras (ver CUIF & GAUTRET, 1993). En muchos casos (sobre todo el término "*Water Jet*") el desarrollo externo espacial y dimensional es similar a la trabécula, aunque internamente la estructura sea distinta (ver CUIF & GAUTRET, 1993). Esto ha provocado cierta confusión nomenclatorial que afecta principalmente a los equivalentes en corales paleozoicos (fig. 10-H).

El modelo de biocristalización vigente en la actualidad, en el que se niega la calcitización de las partes blandas, como propugnaban MILNE EDWARDS & HAIME 1851 u OGILVIE, 1897, fue intuido ya por especialistas del siglo pasado (KOCH, 1882, BOURNE, 1899), aunque después fuera perfeccionado por HILL (1935) y BRYAN & HILL (1941). Pero hasta GOREAU (1959), tal modelo no encuentra una base experimental y observacional sólida.

Según este modelo, los cristales aragoníticos cristalizan en un gel (capa mucopolisacárida) producido por la zona secretora del ectodermo del pólipo. Dicho gel se comporta como una red orgánica que controla la arquitectura de los elementos fibrosos que van cristalizando en dicha región (ver fig. 10-A, tomada de SORAUF, 1972).

La citada red orgánica es considerada de gran importancia por este autor, pues detectar algo de su estructura en corales fósiles constituiría en su opinión la prueba más fehaciente de que dicho elemento es de naturaleza biogénica SORAUF (1993), observaciones que ya están siendo incluidas en trabajos basados en láminas ultrafinas (por ejemplo LAFUSTE & TOURNEUR, 1991b).

Las unidades arquitecturales descritas para escleractinios, son de naturaleza esferulítica (BRYAN & HILL, 1941), y mantienen su eje perpendicular a los márgenes de los elementos esqueléticos.

Como contrapartida, en fósiles de corales Paleozoicos han sido descritos tres tipos principales de elementos básicos microestructurales: elementos granulares, elementos lamelares y elementos fibrosos (LAFUSTE, 1970, SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1974b) además de un gran número de arquitecturas (ver KATO, 1963).

De estos tres tipos sólo es aceptado unánimemente el último, el tipo fibroso, ya que se considera equivalente al tejido fibroso de corales post-paleozoicos. Pero, ¿es cierta esta equivalencia?. Si repasamos los trabajos que hasta la fecha describen distintas morfologías de fibras (por ejemplo LAFUSTE, 1986) veremos que las mismas son polimórficas con variedad en contornos y tamaños y por tanto también diferentes da las de los escleractinios.

Este tipo de elementos, aparte de su variedad (ver capítulo V), muestran características típicas propias de las fibras. La más importante es que están alargadas según su eje C y que en sus distribuciones tienden a disponerse en fascículos más o menos grandes que suelen mostrar extinción ondulante (PLUSQUELLEC & SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1972). Las disposiciones trabeculares son muy citadas, habiendo una extensa nomenclatura (HILL, 1981), aunque vamos a dejar para el capítulo siguiente la discusión sobre las posibles diferencias con las trabéculas propias de escleractinios.

La mineralogía es en principio igual al resto de los elementos, observándose en nuestro material el mismo tipo de exoluciones magnéticas. Sin embargo, SORAUF (1997), piensa que, al menos en su material perteneciente al género Devónico *Tabulophyllum*, bandas lamelares y fibrosas alternadas en la muralla, contienen diferentes cantidades de magnesio; esta observación es interpretada por él como una prueba de la naturaleza secundaria de las lamelas.

Los gránulos son elementos equidimensionales, observables preferentemente en la base de las estructuras. Son de pequeño tamaño y suelen aparecer en zonas que desarrollan abundantes contactos suturados (ver fig. 10-F y también figs. A y C de la Lám. XIV), lo que les da una apariencia en lámina delgada convencional de líneas medias negras, que en realidad constituyen más bien láminas (ver LAFUSTE, FERNÁNDEZ MARTÍNEZ & TURNEUR, 1992). Dichas láminas medias negras (LMN) se desarrollan en los planos basales de tábulas y disepimentos, en la separación entre murallas de corallitos adyacentes y en el eje de septos y elementos verticales en general (Lám. I, fig. E-1 y E-2).

Figura 10.- Modelo de biocristalización vigente para escleractinios y características ópticas y texturales de microelementos paleozoicos.

A.- esquema en el que se representa el modelo de biocristalización formulado para escleractinios y que se supone también válido para corales paleozoicos (transformado de SORAUF, 1972, fig. text. 1).

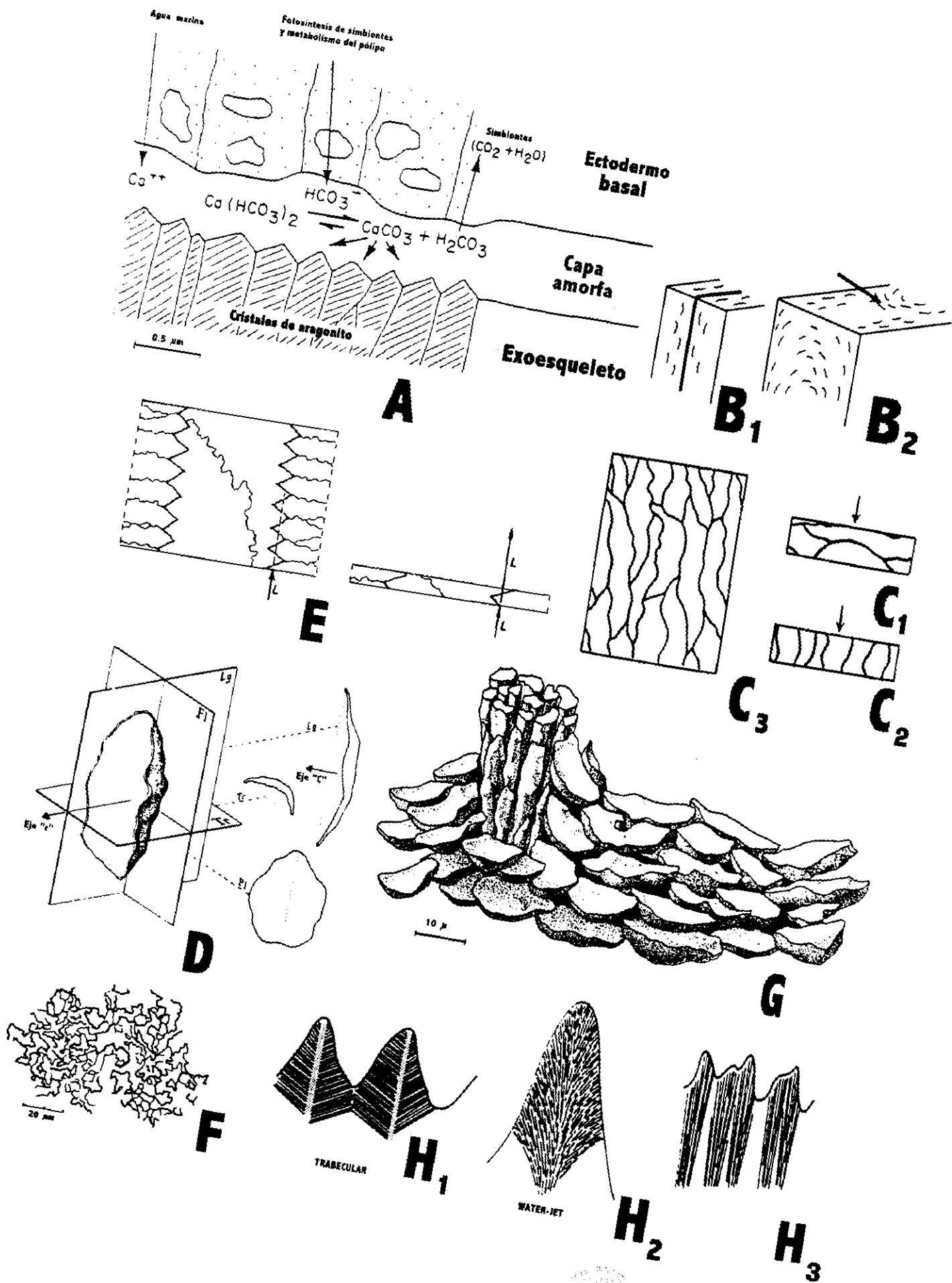
B, C y D.- tomadas todas ellas de FISCHER & LAFUSTE (1972, figs. 9, 8 y 6 respectivamente), respecto a las propiedades ópticas de las lamelas. En B1-B2 observamos una comparación entre la disposición de los elementos lamelares cuando crecen a ambos lados de una lámina media (B1) o bien cuando dicha estructura no existe y las lamelas se disponen en estructuras concéntricas. En ambos casos la curvatura de los microelementos se dirige hacia el exterior, aunque en B2 la distribución de las extinciones produce bandeados de diferente tonalidad debidos a la orientación cambiante en la que pueden ser cortados los cristalitos. C3 muestra un corte típico perpendicular al plano principal de las lamelas, mientras que en C1 y C4 observamos dos secciones, una que da colores más oscuros (C3) puesto que los microelementos están más juntos y son paralelos al eje "c" (birrefringencia mínima), mientras que en C1, de tonalidades más claras, los cristales son paralelos, con menor cantidad de contactos y perpendiculares al eje "c" (birrefringencia máxima). Por último en D podemos observar una reconstrucción de la forma completa de una lamela y sus orientaciones ópticas, así como sus secciones principales.

E.- tomada de LAFUSTE & TOURNEUR (1991b, fig. 8) para ilustrar el fenómeno óptico que puede dar lugar al color oscuro de las láminas medias negras en lámina convencional. En la figura de la izquierda observamos una hipotética lámina convencional y cómo la acumulación vertical de los contactos suturados provocaría dicho fenómeno. Cuando la lámina es ultrafina (imagen de la derecha) dicho efecto tiende a desaparecer.

F.- Corresponde a un detalle tomado de una lámina media negra cortada longitudinalmente (nícoles cruzados de una L.U. realizada con el ejemplar SSE/18-4, perteneciente a *Rylstonia* cf. *benecompecta*). En este detalle hemos querido ilustrar la diferencia que hay entre las secciones de los gránulos de la LMN y los contactos suturados asociados (líneas más gruesas).

G.- Reconstrucción de la relación espacial entre elementos lamelares y elementos fibrosos en una espina septal de *Parastriatopora* (tomado de PLUSQUELLEC & TCHUNDINOVA, 1976, fig. 1).

H.- Comparación esquemática entre tres tipos diferentes de acrección en el tejido fibroso, diferenciándose, trabecular (H1, con centros de calcificación) de "water-jet" (H2, sinónimo de jet d'eau, o en chorro de agua) y "penicillate" (H3), ambas sin centro de calcificación en su desarrollo vertical, y sólo diferenciadas por el ángulo de divergencia de los microelementos (transformado de CUIF & GAUTRET, 1993, fig. 4).



Gránulos en general no han sido descritos en corales Escleractinios (SORAUF, 1971), aunque en éstos las láminas medias oscuras son un elemento principal, pues constituyen las zonas consideradas como centros de calcificación, de donde nacen todos los haces fibrosos. Estos centros corresponden a zonas oscuras donde se desarrollan los gérmenes cristalinos, quizás de naturaleza intracelular (CUIF *et al.*, 1997) y que desaparecen rápidamente en las primeras fases de la diagénesis. De hecho la calcitización parece comenzar por estas líneas, mayormente susceptibles a la circulación de fluidos (RITTEL & STANLEY, 1993).

Los elementos lamelares son cristales individuales de desarrollo planar ("plan d'aplatissement" en FISCHER & LAFUSTE, 1972 y fig. 10 D y G).

Estos elementos se caracterizan por poseer bordes más o menos recurvados de modo que marcan la dirección de crecimiento de las partes esqueléticas (concepto de "polaridad", ver LAFUSTE, 1980). El perfil general de un elemento lamelar podría describirse como vesicular. Las dos dimensiones planares son variables, así como el grosor. Existen también diversos tipos de contorno en secciones transversales dependiendo de si la concavidad es simple y más o menos marcada, o es compuesta (ver capit. V).

Las propiedades ópticas de los elementos lamelares son en realidad como las de las fibras, en el sentido de que los ejes C de estos cristales se disponen paralelos al sentido de crecimiento del elemento. En secciones paralelas al plano principal observamos que el aspecto con nícoles cruzados es marcadamente diferente, con colores de interferencia claramente más bajos y zonas de extinción total en lámina ultrafina (sobre las propiedades ópticas de elementos lamelares ver las figs. 10B, C y D, tomadas de FISCHER & LAFUSTE, 1972). Es posible incluso observar que la birrefringencia de la calcita es, en este tipo de sección, característica y ostensible en relación a los tipos de corte transversales a la lamela. Los contornos (ver fig. 14-A) varían de redondeados ("ameboides" en LAFUSTE, FERNÁNDEZ MARTÍNEZ & TOURNEUR, 1992) a ligeramente poligonales (FISCHER & LAFUSTE, 1972).

Esta descripción de las propiedades ópticas de las lamelas indica que la principal diferencia respecto a las fibras en el marco conceptual del modelo de biocristalización vigente (GOREAU, 1959) es solamente su morfología (planar frente a prismática).

Es además, notable el hecho, como veremos en un próximo apartado y a lo largo de la descripción Taxonómica, la existencia de elementos intermedios entre los distintos tipos principales.

C)* *Análisis de la Literatura. Argumentos que han mediado en la cuestión del origen*

C-1) *Establecimiento de la discusión sobre los términos "lamela" y "lamelar"*

Desde finales del siglo pasado, con los muchos trabajos realizados sobre microestructura, principalmente en corales escleractinios, existe un consenso e ideas generales sobre el funcionamiento del tejido fibroso.

En estudios de corales rugosos se adoptan tales ideas como buenas, existiendo también, desde el siglo pasado algunas ilustraciones sobre estructuras en principio comparables entre ambos grupos (KOCH, 1882, comparación entre corales del género *Cyathophyllum* -*Paleosmilia*?- del Carbonífero con Cariofilidos actuales, así como ilustración de las espinas septales fibrosas en *Tryplasma loveni*).

Sin embargo también desde el siglo pasado empiezan a anotarse diferencias. En el trabajo de KOCH (1882), citado en el párrafo anterior, aparece por 1ª vez una dicotomía textural que será

anotada una y otra vez y que es el origen de todo este capítulo: adyacente al tejido fibroso de las espinas septales de *Tryplasma loveni* este autor dibuja claramente un tejido de aspecto lamelar (principalmente en la muralla externa). Este término descriptivo quiere indicar que los elementos que lo constituyen en principio están dispuestos paralelamente a las estructuras, o lo que es lo mismo, perpendiculares a la dirección de las fibras.

Dicha textura lamelar y su aparición junto a texturas septales fibrosas corrientemente descritas como trabeculares, es muy normal en corales del Ordovícico sup., Silúrico y Devónico, siendo algo más escasas en el Carbonífero y Pérmico. En cualquier caso dichas disposiciones son a menudo tan notables que los autores las han descrito, e incluso utilizado para caracterizar taxones (SCHEFFEN, 1933, HILL, 1936).

Pero este término "lamelar" resultaba informal y carente de definición clara. La primera noticia que hemos podido encontrar en la que se intenta desentrañar el verdadero significado de este término corresponde a HILL & BUTLER (1936), al definir las trabéculas "holacantinas". Estos autores interpretaron que los ejes trabeculares que parecían fundidos y sin restos de centros de calcificación, presentes en el género Silúrico, *Cymatelasma*, correspondían a la recristalización y fusión de dichos centros.

Estos septos están asociados a tejido lamelar, que por extensión era interpretado como secundario, quizás siguiendo la idea de OGILVIE (1896), pg.121 (tomado de WANG, 1950, pg.183) respecto a la apariencia de tejido "lamelar" en corales Escleractinios (en última instancia dicho tejido es también fibroso, pero fuertemente controlado por líneas de crecimiento...). El proceso productor de un "aspecto" lamelar sería una recristalización de un tejido fibroso previo, que obliteraría las fibras, remarcando las líneas de crecimiento.

Es normal que HILL, que ya comenzaba a realizar trabajos de síntesis y teóricos importantes (1935, 1936, 37 y 1938-41), muy interesada en solucionar las verdaderas relaciones entre los grupos mayores de corales y que tantas veces había descrito taxones con la dicotomía textural lamelar-fibrosa del tipo de *Tryplasma*, fuera la que intentara aclarar la cuestión. Pero un tejido como el lamelar, paralelo a las estructuras, resultaba ser una inconsistencia teórica respecto al modelo de secreción de las fibras. La definición de un término claramente diagenético como las trabéculas holacantinas junto a dicho tejido, sirvió para dar una primera explicación que cuadrara dentro del citado marco.

El contrapunto a las tesis de HILL y otros, llega una década después. WANG, 1950, describe por 1ª vez una unidad comparable a la fibra, es decir de nivel elemental (él más bien habla de fascículo de fibras, siguiendo a OGILVIE, 1896, que es en realidad una unidad supraelemental, pero pienso que su intención se entiende perfectamente). Llama a este elemento "Flake" (escama), dando incluso, medidas aproximadas (1 micra de espesor por 30 micras de longitud) y describe su perfil como subredondeado, defendiendo la idea de que es la unidad básica del tejido lamelar, con origen biogénico y un elemento básico en la filogenia de los rugosos.

Notamos que el término es "flake", no lamela. Esto es importante. Además su definición de tejido lamelar resulta ambigua: "...*The second kind (of sclerenchyme) is composed of lamellar layers of crystalline calcareous matter separated by conspicuous dark bands, without any recognizable fibrous structure; these lamellar layers follow essentially the outline of skeleton (...) is characteristic of basal and wall structures and commonly named tranverse or lamellar tissue.*", (WANG, 1950, pag. 181). Es decir, tejido lamelar se correspondería con las zonas claras que hay entre líneas de crecimiento ("dark bands").

La ambigüedad consiste en saber qué es exactamente a lo que se denomina lamela, dando la sensación por la definición, de que sería un elemento conformador de la banda clara. Pero no

es así ya que entraría en contradicción con la definición de "flake". La palabra lamelar parece seguir denominando más a la banda en su conjunto que a un elemento en concreto, teniendo el sentido general que otros autores habían dado al término (KOKER, 1924, HILL, 1936, SCHINDEWOLF, 1942).

Como podemos observar, lo que cambia respecto a las ideas de HILL, es que WANG dice que observa ciertas unidades básicas en las bandas claras.

De este modo la definición del tejido lamelar sigue dependiendo directamente de un aspecto bandeado, llegándose a decir que dicha alternancia puede aparecer incluso en algunos géneros de Escleractinios como *Madrepora* y *Stylophyllum* (WANG, opp cit.pg.183). Esto implicaría que las "dark bands" las identifica con bandas fibrosas, aunque este punto no queda del todo claro.

Pienso que el error de WANG es el de relacionar tan marcadamente estructuras bandeadas con tejido lamelar, pues de hecho las disposiciones bandeadas son más propias del tejido fibroso, sobre todo en determinadas modalidades de secrección como las observables en los grupos predominantes del Carbonífero Superior y Pérmico (los corales de las faunas de Timor, estudiadas por KOKER, 1924, SCHINDEWOLF, 1942, SCHOUPE & STACOU, 1955, 1966, OEKENTORP 1984 o SORAUF, 1984). Lo que no quiere decir que no existan bandeados que impliquen tejido lamelar en el sentido de WANG (ver por ejemplo la discusión en RODRÍGUEZ, 1989); lo que sucede es que exponerlo así, es marcadamente ambiguo, dando pie a posibles y justificadas especulaciones.

Esto queda evidenciado en el trabajo de KATO, 1963, que puede calificarse como de muy importante, sobre todo en corales rugosos, debido al eco y seguimiento alcanzado entre los especialistas. De hecho, el trabajo de WANG, ha sido prácticamente olvidado, en el sentido de que casi nadie después siguió su clasificación e ideas propuestas, y sin embargo el trabajo de KATO sí ha tenido una mayor aceptación, siendo los dos bastante parecidos en cuanto a objetivos y material estudiado.

KATO, 1963, pg 607, expone claramente hasta qué punto es cierto lo que hemos explicado en párrafos anteriores. En primer lugar da por sentado que fibro-lamelar es un término que tiene algo que ver con tejido lamelar. Esta confusión quizás inducida por la aludida ambigüedad de WANG, lleva a KATO a buscar *flakes* en septos fibrolamelares en el sentido de KOKER (1924), difusotrabeculares en terminología -quizás más adecuada- de SCHINDEWOLF (1942).

Este tipo de septos es completamente fibroso con marcadas líneas de crecimiento. Por tanto, buscar lamelas elementales ("*flakes*") en él, resulta totalmente inútil: "*The writer failed to detect any genuine flakes in this lamellation* (se refiere a la fibrolamelar), *wich is indeed made up of growth lines cutting trough neighbouring fibres*" (KATO, 1963, pg. 607). Pero también hay que decir que este error no era inevitable, ya que WANG, pese a su ambigüedad en la estructuración de los conceptos y las terminologías, no confundía la textura lamelar con la propiamente Fibrolamelar ó Difusotrabecular, como queda más o menos claro en la pag. 185 de su trabajo. WANG más bien lo que hace es sugerir que existe una relación filogenética entre un septo propiamente lamelar y otro fibronormal, en el sentido de que éste último proviene del primero.

Si WANG define el esclerénquima lamelar en corales del tipo de *Tryplasma*, las unidades elementales del mismo deberían haber sido buscadas por KATO en dicho tipo de corales, máxime cuando él los incluye en su estudio (ver figs. 1-60 y muchas partes del texto). Quizás si KATO hubiera el los ejemplares adecuados, el resultado de su trabajo habría sido diferente; de hecho opino que parte de la discusión actual es herencia de esta confusión. La otra parte quizás la podríamos buscar por un lado en un método de observación inapropiado, y por otro, en la

inconveniencia de contemplar un tipo de elementos como las lamelas, cuya génesis es difícil de explicar (ver SORAUF, 1993).

La descripción del método de láminas ultrafinas por LAFUSTE en 1970 marca a mi juicio una revolución en la historia de los estudios microestructurales. Esta técnica permitió corroborar de manera indiscutible la existencia de "*flakes*" en el tejido lamelar, haciendo buena la aportación de WANG (1950) y permitiendo la descripción precisa de los distintos tipos de elementos (no sólo lamelas), sus ordenaciones y principales características a diferentes escalas.

Sin embargo el hecho de que la mayoría de los trabajos realizados con esta técnica provengan del mundo de los corales tabulados ha frenado el avance en la comprensión de las microestructuras dentro del campo de los rugosos. Esto es así porque los especialistas en Rugosos, salvo algunas excepciones, han obviado la técnica de láminas ultrafinas, anclándose en los conceptos equívocos de KATO o HILL. Existen sin embargo unos cuantos trabajos (SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1974a, 1974b y 1984, SEMENOFF TIAN-CHASKY & PLUSQUELLEC, 1972, SEMENOFF TIAN-CHANSKY & GUILLAUME, 1994 y PLUSQUELLEC, 1980 respecto a L.U. ó RODRÍGUEZ 1989, respecto a M.E.B.) que demuestran que los elementos de ambos grupos son similares y que cualquier discusión debe comenzar por esta realidad.

C-2) Importancia de la textura en zig-zag respecto a la discusión sobre el tejido lamelar.

La textura en zig-zag fue descrita por 1ª vez por VOJNOVSKY-KRIEGER (1934), en corales de tipo "*Zaphrentites*". SCHINDEWOLF (1942), describe esta organización microestructural considerándola biogénica y útil para caracterizar algunos taxones a nivel de subgénero (ver por ejemplo *Prionophyllum*). Para SCHINDEWOLF, la textura en zig-zag responde a una disposición peculiar del tejido fibroso, tanto en los septos como en las murallas. Esta organización tendría reflejo tanto en corte transversal como en longitudinal radial.

El aspecto de los zig-zags en los taxones tratados por él son típicamente geométricos, cosa que no sucede en los zig-zags de corales de tipo "*Zaphrentites*" como los descritos por VOJNOVSKY-KRIEGER, 1934 ó los descritos por SUTHERLAND (1958, ver por ejmp. lam. IX, fig. 2-e) algo más ondulados e irregulares.

Para SUTHERLAND el componente elemental de dicha organización también es la fibra y también considera que es una textura original, caracterizando con ella a un grupo de especies del género *Amplexizaphrentis*. Este autor demuestra no conocer el trabajo de SCHINDEWOLF, (1942), al decir que es la 1ª vez que se describe tal tipo de microestructura (pg.49), aunque la descripción y conclusiones al respecto son casi idénticas.

KATO, (1963, pg.576) establece la equivalencia de ambos términos y en la pg. 608 discute la naturaleza de la textura. Para él es secundaria y consiste en una obliteración de las fibras originales mediante un proceso diagenético que remarcaría sus líneas de exfoliación. KATO no tiene en cuenta los argumentos esgrimidos por SCHINDEWOLF (1942, pg. 25), y SUTHERLAND (1958, pg.49-50), considerando únicamente factores geométricos referidos a la textura. Es fácil demostrar que la misma no siempre tiene una organización tan angular y geométrica como en *Prionophyllum*, lo cual invalidaría sus argumentos.

El proceso descrito por KATO es definido con más extensión por OEKENTORP (1972), y posteriormente por SORAUF (1978, 1984). La causa última que produce los zig-zags correspondería a fenómenos de presión-cizalla y abarca también a texturas como la *Fether-like* de SUTHERLAND (1958, pg. 49) ó KATO (1963, pg. 604) y que OEKENTORP (1972), denomina "*Pseudolamellar*". La relación entre pseudolamelar y zig-zag es obvia en el sentido de que la pseudolamelar es una zig-zag con una sola banda de elementos oblicuos, mientras que en zig-zag se distinguen al menos dos bandas con direcciones opuestas (ver figs. del capítulo de

nomenclatura).

Para refutar la tesis de un origen secundario debido a fenómenos de cizalla para las citadas microestructuras quizás el mejor modo es hacer un estudio microestructural con láminas ultrafinas y microscopio electrónico, en ejemplares de microestructura conocida que hayan sido afectados realmente por dicho tipo de procesos. En determinados afloramientos de la cuenca de los Santos, la cercanía a fallas de desgarre importantes (afloramientos de Sierra Cabrera y La Alameda) provoca un intenso plegamiento asociado, que en las alternancias de calizas y margas se soluciona de forma disarmónica. En tales localidades aparecen, con un mayor porcentaje de casos, ejemplares más o menos afectados por dicha cizalla.

El efecto que se registra a nivel microestructural consiste en una reactivación de los planos de exfoliación de los microelementos ya presentes antes de dicha cizalla. Como podemos observar (figs. 11A y 11B y lám. XXXV B y C), vemos que se forma un zig-zag de "barritas de calcita" en las zonas fibronormales similar en direcciones al predicho por KATO (1963, pg. 608). Sin embargo dicho zig-zag afecta también a los elementos lamelares (fig 11B) y no tiene una relación directa con las líneas de crecimiento ni con el zig-zag microestructural que aparece en la muralla externa, muy parecido a los descritos por SCHINDEWOLF (1942). Este fenómeno de cizalla no siempre se produce con un aspecto tan "ordenado", siendo en realidad más corriente un aspecto anisótropo, independiente de la estructura y microestructura del ejemplar afectado (Lám. XXV A).

Pero no todos los trabajos recientes consideran el zig-zag como una estructuración secundaria. Así, SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974b) explica, que los elementos observados en la muralla de *Lophophyllidium* y formas similares (zig-zag angulares), son realmente lamelas en codo y no fibras.

Por otro lado, PLUSQUELLEC (1980), describe la microestructura del género *Adradusia*. Este taxón es un hapsiphyllido típico en el Devónico inferior de la Cordillera Cantábrica, en donde fue definido por BIRENHEIDE & SOTO (1977). Dicha microestructura es típicamente en zig-zag, semejante a las descritas por SUTHERLAND (1958, pg. 49, lam.IX), teniendo incluso algunos septos que únicamente presentan una capa oblicua, es decir, pseudolamelares ó lo que es lo mismo, *Fether-like* (que significa en forma de pluma).

PLUSQUELLEC no identifica esta microestructura en los citados términos, sino que usa el término "organización en diedro", utilizado en algunas descripciones de corales tabulados. A esta organización en diedro, se le reconoce un valor taxonómico importante (LAFUSTE & PLUSQUELLEC, 1985).

La clave de la cuestión, como se observa en el citado trabajo y como indicaba SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974b), está en que el zig-zag no está realmente compuesto por fibras como la mayoría de los autores especialistas en rugosos indican, sino por lamelas en el sentido elemental del término.

Pensemos ahora que si las texturas en diedro y en zig-zag más o menos irregulares están basadas en elementos lamelares ya no se puede pensar en tejido lamelar únicamente en el sentido de tejido transversal o paralelo a las supuestas estructuras y relacionado a modo de alternancia con "dark lines", deshaciendo en cierto modo el callejón sin salida al que nos había llevado la palabra "lamelar".

La naturaleza del tejido lamelar se basaría más bien en las características de la propia lamela, como es su plasticidad morfológica y la posibilidad de una concavidad multidireccional, en el sentido de que puede ser centro de nucleación de cristales (fibras ó lamelas) que podrían surgir en diferentes direcciones según fuera la propia dirección tomada por el tejido secretor.

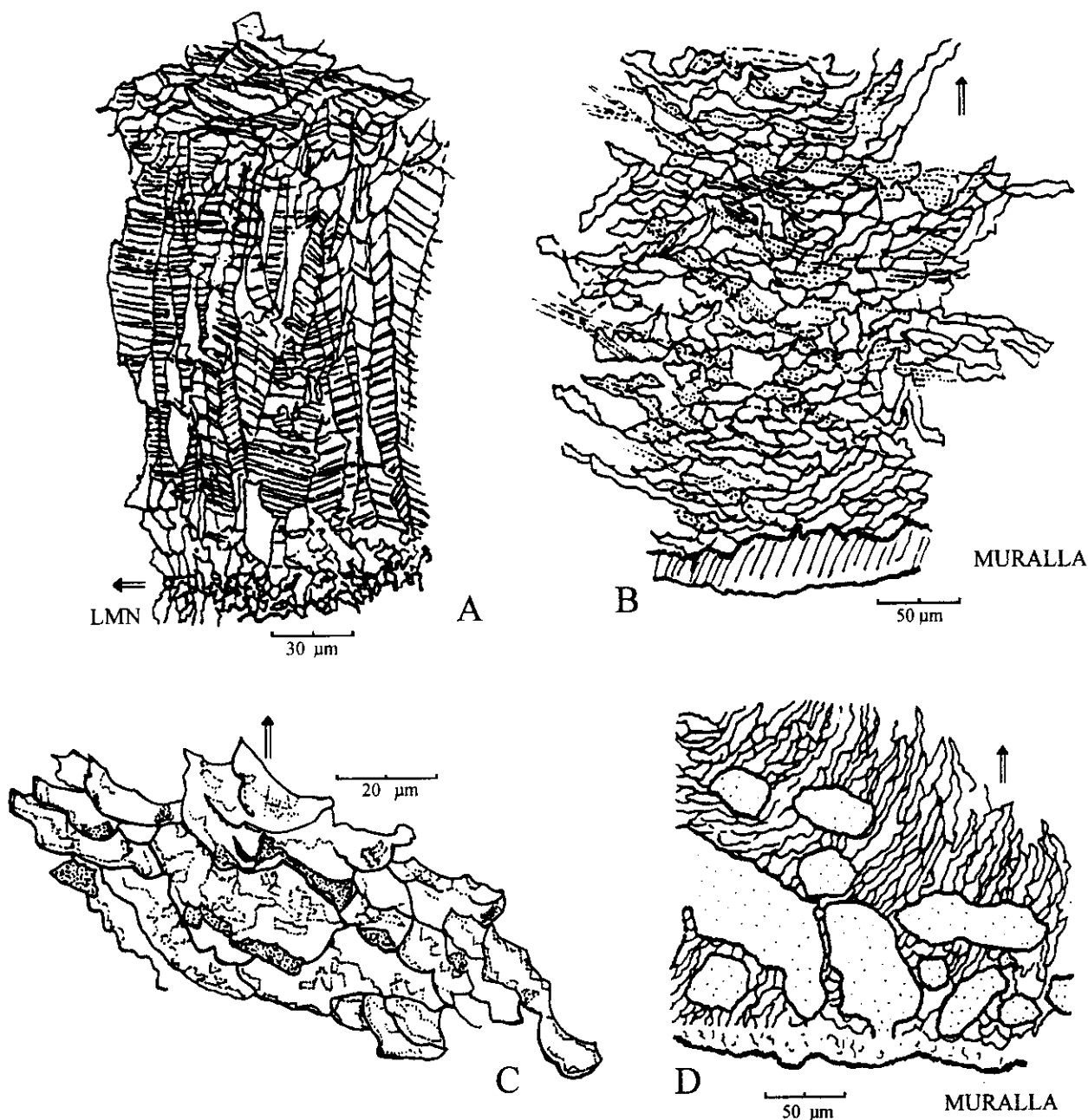


Figura 11.-

A y B.- Diferentes aspectos del efecto de la presión cizalla sobre los elementos microestructurales originales. En A (LU transversal de LAI-49, perteneciente a *Claviphyllum? sandoi*) observamos cómo queda afectado por igual el estereoplasma fibronormal del septo y el sello lamelar desarrollado en la parte superior. En B (LU transversal del ejemplar SC/3-2, perteneciente a *Claviphyllum? sp.*) observamos cómo dicho proceso se superpone a una organización en zig-zag angular desarrollado en la muralla externa de este ejemplar.

C.- Dibujo basado en la fotografía de microscopio electrónico figurada en la lámina IX, fig. A (ejemplar SS/3A-2, perteneciente a *Maimonella lamellata*). Las zonas punteadas corresponden a las inclusiones más magnéticas y las líneas de puntos a zonas donde se observa la composición rómbica de los elementos cristalinos de cada lamela particular.

D.- Dibujo que muestra la relación temporal entre microestructura y perforaciones en la muralla externa. (LU transversal del ejemplar LP2/8-64, holotipo de *Convexiphyllum pilitense*). Se observa claramente cómo la organización microestructural es previa a las perforaciones, que puede tener lugar incluso en vida del organismo.

Esta propiedad, deducida de la morfología inherente a los elementos, eliminaría la problemática sobre la "oblicuidad" propia del zig-zag o la microestructura en pluma, respecto a las superficies esqueléticas, ya que lo que cambiaría no es la orientación de los elementos respecto al tejido, sino la orientación del tejido mismo, tal y como sugiere PLUSQUELLEC (1980), en la reconstrucción de la esqueletogénesis de *Adradusia barroisi* y como intentaremos sistematizar en el capítulo sobre Esqueletogénesis.

Como vemos, probar que los zig-zag son de naturaleza lamelar cambia radicalmente el concepto de *lamelar tissue* de manera que se evita la discusión clásica sobre la relación entre líneas de crecimiento y lamelas que hemos estado discutiendo.

D) **Otras argumetaciones.*-

Sumándose a los argumentos sobre la composición original y algunos de los expuestos en relación con las texturas, tanto la literatura como nuestras propias observaciones, contemplan algunas argumentaciones más que resultan imprescindibles en toda la discusión.

D-1) *Argumentos basados en la variabilidad microestructural.*

OEKENTORP (1984), arguye que la variabilidad microestructural (expone su nomenclatura al respecto, basada en KATO, 1963) observada a veces incluso en el mismo ejemplar es una prueba (basándose en Escleractinios) de que al menos parte de tales texturas son secundarias (para una crítica ver RODRÍGUEZ, 1989).

En el otro lado de la balanza, autores como es el caso del citado trabajo de PLUSQUELLEC (1980), describen la variabilidad (en la especie descrita hay 6-7 tipos diferentes de disposiciones en ejemplares realmente muy "pequeños") basándose en un método observacional sólido (laminas ultrafinas), y, aplicando un par de sencillos principios deducibles de la misma morfología de los elementos, llegan a reconstruir coherentemente la esqueletogénesis del taxón a todos los niveles (de micro a macro escala).

D-2) *Relaciones entre micro y macro escala.*

Las organizaciones de elementos lamelares tienen un reflejo claro en los diferentes niveles de observación. Esta propiedad es equivalente al relevo que se observa en el tejido fibroso (fibras-fascículos-trabéculas).

Esta arquitectura de los diferentes niveles tiene como forma final los distintas unidades morfológicas (septo, tábula...). Esta propiedad es de simetría típicamente "biológica" e indica, en el peor de los casos, que si las lamelas fueran de origen diagenético, dicha diagénesis respetó la ordenación biogénica de las unidades y que por tanto dicha ordenación porta información taxonómica. Comprobar la transcendencia taxonómica de los caracteres, vistos desde un punto de mira microestructural, es uno de los principales motivos de investigación de esta tesis.

D-3) *Relaciones de la microestructura lamelar con los otros tipos de microestructura.*

Las relaciones son de coexistencia y homogeneidad. Esto último se comprueba fácilmente con cátodo-luminiscencia (MAS & RODRÍGUEZ, 1991). El paso gradual entre distintos tipos de elementos es algo habitual (SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1974A, PLUSQUELLEC, 1980, RODRÍGUEZ, 1989 para Rugosos, LAFUSTE, 1978, 1983a, LAFUSTE & PLUSQUELLEC, 1985, LAFUSTE & TOURNEUR, 1991a, LAFUSTE, SEMENOFF TIAN-CHANSKY & TOURNEUR 1992 y LAFUSTE, PLUSQUELLEC & SOTO, 1993, para Tabulados) y a mi modo de ver una característica esencial en la microestructura de los corales Paleozoicos. Estos pasos de unos elementos a otros también tienen un sentido biogénico como iremos viendo a lo largo de la exposición de los grupos.

D-4) Ubicuidad en la aparición de las microestructuras lamelares:

La aparición de estas microestructuras no parece estar controlada por un proceso o conjunto de procesos tafonómicos en concreto. Taxones con microestructura lamelar en sentido amplio (toda aquella organización esquelética constituida por lamelas) aparecen en muy diferentes biofacies con muy diferentes historias diagenéticas (ver por ejempl. LAFUSTE & PLUSQUELLEC, 1980, pg. 148), desde el Ordovícico hasta el Pérmico.

D-5) Observaciones sobre los patrones de impurezas observables:

La distribución de las impurezas ha sido utilizado como criterio para la argumentación sobre la naturaleza de las microestructuras en numerosos casos (por ejemplo, LAFUSTE & TURNEUR, 1991b). Que esta distribución corresponda a trazas de la red orgánica original parece en cierto sentido bastante lógico y probable.

Muchas veces la única observación en lámina ultrafina que puede decirnos donde acaba un septo y donde comienza el cemento del hueco adyacente, es la observación de las inclusiones que caracterizan el tejido esquelético. Esto es así porque los cementos comienzan su crecimiento utilizando las direcciones previas de los elementos de la microestructura que ocupan los bordes esqueléticos (crecimiento epitaxial). Observando tales inclusiones se puede delimitar perfectamente tanto los bordes esqueléticos, como el perfil de los microelementos cuando éstos aparecen en zonas de extinción óptica semejante.

Este efecto es muy marcado en el caso de elementos fibrosos pues las impurezas suelen alinearse en concordancia con las fibras individuales, tal y como debían ser originalmente. Algunas veces esto mismo puede ser observado en el tejido lamelar. La distribución de las impurezas si bien dibuja el contorno de los elementos lamelares, no parece tener una estructura interna que nos haga pensar en subdivisiones de los mismos, si bien remarca su naturaleza individual.

D-6) Descripción de las alteraciones tafonómicas sufridas por el tejido lamelar:

Este tipo de estudios ayuda a discernir el momento de producción de los elementos de la microestructura. Evidencias bioestratigráficas tanto de anomalías sufridas en vida del coral como pueden ser distintos tipos de patologías (por ejempl. necrosis, xenomorfismos, roturas y su reparación) como de perforaciones pre ó post-mortem (ver fig. 11 D), nos indican, mediante el estudio de sus relaciones con los elementos lamelares y sus arquitecturas, si éstas son previas, sincrónicas o posteriores (discusión en FALCES, 1997). El estudio textural de las alteraciones fosildiagenéticas sobre los cristales también ayuda a separar, mediante el reconocimiento de los procesos de alteración (recristalización, silicificación, cizalla etc...) qué parte ha sido alterada y qué parte se mantiene sin cambios texturales y composicionales apreciables (TOURNEUR & PLUSQUELLEC, 1993, FALCES, 1997).

E) *Conclusiones.-

La removilización del magnesio es uno de los pocos factores que aún se esgrimen para justificar la idea de que muchas de las texturas observables en corales paleozoicos son atribuibles a fenómenos diagenéticos.

A pesar de todo, si tenemos en cuenta los argumentos texturales que hemos expuesto como son simetría y organización "biológica" de los elementos, así como pasos graduales entre ellos, etc..., esta alteración diagenética debería corresponder a una recristalización de microunidades fibrosas no más grandes que los elementos lamelares a los que dan lugar (o lo que es lo mismo, esas unidades lamelares estarían compuestas de microfibras) y afectar de un modo

similar a los elementos fibrosos e intermedios que coexisten con las lamelas.

Si esto es así sólo puede ser contrastado mediante estudios de M.E.B., en los que se investigue de forma exhaustiva la estructura interna de los cristales individuales (de momento, en nuestras preparaciones no hemos observado nada parecido). En cualquier caso esta hipotética diagénesis tiene características que hacen innecesario el postular un modelo de biocristalización para usar las microestructuras en Taxonomía:

Respeto la organización biogénica de las distintas regiones esqueléticas, como demuestra la homogeneidad y la continuidad entre los distintos dominios, así como las orientaciones ópticas y cristalográficas, que en los elementos lamelares se muestran coherentes con las direcciones de crecimiento de los elementos fibrosos, de los que sólomente difieren en su forma, no en su sentido de secreción.

Así, dicha diagénesis sólo podría consistir en la coalescencia de dominios microfibrosos de contorno "lamelar" para formar un cristal mayor. Dichos dominios tanto morfológica como ópticamente serían más peculiares y difíciles de explicar que las propias lamelas, con la importante diferencia de que las lamelas son actualmente observables y los citados dominios "fibrosos" sólo existirían como hipótesis.

Capítulo V:

***Nomenclatura.-**

A)* Jerarquías.-

Autores como ALLOITEAU (1955) o HILL (1981), hablan de distintas escalas de observación microestructural (ultraestructura y microestructura, estructura fina, etc...) y este tipo de división es corrientemente utilizado en trabajos con lámina ultrafina; este hecho es observable también en escleractinios (desde OGILVIE, 1896, hasta SORAUF, 1971, estudio con M.E.B.).

En todos los casos se constata la jerarquización, aunque ésta nunca se halla sistematizado, quizás debido a que la misma no siempre es evidente. En este trabajo intentaremos siempre que sea posible o útil, distinguir cuatro niveles de jerarquía sucesivos:

- En el primer nivel tienen cabida todas las observaciones referentes a los elementos en cuanto tales. Forma, medidas, propiedades ópticas, inclusiones. Por debajo de este nivel, como decíamos en otro apartado, podríamos hablar de observaciones subelementales, basándonos en imágenes de microscopía electrónica (ver fig. 11C).
- En el segundo nivel, las observaciones hacen referencia a contactos entre elementos y a la definición de dominios formados por los mismos. En este nivel de jerarquía pueden ser diferenciados subórdenes en algunos casos, como por ejemplo cuando se reconocen organizaciones trabeculares.
- Observaciones microestructurales de tercer orden recogen las posibles disposiciones de las unidades de segundo orden y las subdivisiones de las unidades morfológicas de cuarto orden. Ejemplos son la diferenciación radial de los septos en zonas basal, media y axial o la distinción entre mesoplasma y estereoplasma.
- Observaciones de cuarto orden se refieren a la organización en conjunto de las unidades morfológicas mayores, septos, muralla, estructura axial, etc... teniendo en cuenta las posibles variaciones ontogénicas.

Completando los niveles de jerarquía, a los que no sólo queremos dar un sentido observacional sino también construccional, nos referiremos los contactos entre tales unidades. Estos contactos son muy importantes pues nos dan en cierto modo la dimensión temporal del proceso de esqueletogénesis.

B)* Jerarquía de primer orden.

Entre los elementos de primer orden se han distinguido, como decíamos más arriba, tres tipos principales dentro de corales paleozoicos: gránulos, lamelas y fibras. En la literatura se han propuesto diferentes términos para describir las diversas morfologías observadas, siendo éstas en muchos casos, correspondientes a elementos intermedios que son difíciles de ubicar.

Además, existe un cuarto tipo de elementos relacionados con la parte externa de las murallas en principio sólo citadas en formas coloniales. Estos elementos, que no han recibido de momento ningún nombre genérico, han sido detalladamente descritos en las láminas medias de corales tabulados, aunque existen también en las láminas medias de corales rugosos coloniales. Nosotros los denominaremos en conjunto, elementos hialinos, dado que es el adjetivo más

corriente que han recibido en la literatura (ver discusión).

B-1) **Gránulos.-**

Los elementos granulares en corales paleozoicos, se caracterizan por ser equidimensionales, sin orientación óptica predominante y de pequeño tamaño, generalmente alrededor de 2-4 micras (ver fig. 10-F y Lám. XIVA y C).

En otros grupos fósiles, por ejemplo arqueciatos (LAFUSTE & DEBRENNE, 1970) o en cnidarios primitivos (ver ZHURAVLEV *et al.*, 1993) la microestructura granular puede aparecer diversificada, con gránulos de diferentes tipos (ver fig. 12A).

De vuelta a los corales, los gránulos se desarrollan en las zonas de eje de las estructuras, como láminas medias de septos y de murallas compartidas en formas coloniales y en la base de otras estructuras no simétricas (muralla, tábulas y disepimentos). Dicha distribución parece relacionada con superficies basales de secreción.

La forma de los gránulos puede variar con la ontogenia, dando tipologías intermedias tanto hacia fibras como hacia lamelas "suaves" (ver fig. 13-E). Otra posibilidad de desarrollo intermedio consiste en la formación de filas de gránulos, en las que comienza a observarse una misma orientación óptica (ver fig. 13-G y H).

B-2) **Lamelas.-**

Los caracteres generales de la lamela como elemento de primer orden, ya han sido expuestos en un apartado anterior y pueden resumirse en tres propiedades principales:

- Para la misma orientación óptica que la fibra respecto a la superficie secretora, es decir con su eje "c" perpendicular a la misma, su forma es diferente, con una ausencia de desarrollo en longitud.

- Este desarrollo planar tiende a marcar una concavidad en sentido de la dirección de crecimiento del tejido (criterio de polaridad, LAFUSTE, 1970, 1980).

- Esta concavidad es de marcada tendencia irregular y aspecto vesicular, propiciando la posibilidad de una nucleación multidireccional para los elementos siguientes (ver fig. 12-B tomada de LAFUSTE & PLUSQUELLEC, 1988b, o fig. 12-F, G o H tomadas de LAFUSTE, SEMENOFF TIAN-CHANSKY & TOURNEUR, 1992).

Las variaciones en estas propiedades son las que definen los diferentes tipos de lamelas. RODRÍGUEZ (1989), reúne la terminología más corriente, estudiando comparativamente elementos en tabulados, rugosos y heterocorales.

- En corales tabulados existen dos grandes tipos de elementos lamelares: lamelas y microlamelas. Las lamelas son elementos de diámetro (30-50 micras) claramente mayor que las microlamelas (10-25 micras) para rangos de espesor comparables (4-8micras de las primeras, frente a 2-8 micras de las segundas) .

Las formas lamelares varían desde simples, tanto rectas como ondulosas (ver figs. 12-F, G y H, basadas en LAFUSTE, SEMENOFF & TOURNEUR, 1992), hasta compuestas, como las denominadas en "tenaille" o tenaza (ver fig. 13-I basada LAFUSTE, 1983b) y en "codo" (ver fig. 12-J basada en TOURNEUR, LAFUSTE & PLUSQUELLEC, 1989).

Las formas microlamelares son predominantemente recurvadas (ver figs. 12-B y E). Cuando las microlamelas son muy anchas y cortas con los bordes claramente recurvados se las ha llamado "cupoladas" (4-7 micras de grosor por 15 micras de diámetro, ver fig. 12-D y E). Si dichas microlamelas cupoladas marcan una transición a fibras, se les ha denominado lunulares (ver fig. 12-O basada en LAFUSTE, 1978).

A pesar de todo existen tipos como las "scutellate" microlamelas (ver fig. 12-C basada en LAFUSTE, 1984), que presentan las características morfológicas de lamelas rectas pero con un tamaño claramente menor (20-25 micras de diámetro por 2-3 micras de espesor).

Otro tipo de elementos que han sido descritos para Tabulados son las "grundulae" (LAFUSTE, 1979a, TOURNEUR & LAFUSTE, 1993). Consisten en elementos de naturaleza lamelar pero contornos fusiformes, de modo que poseen dos secciones marcadamente diferentes, ambas paralelas al eje "c": por el lado corto, la sección es típica de una microlamela cupolar, por el lado largo la sección corresponde a una lamela ("baguette") recta, larga y fina, con aproximadamente de 40-60 micras de largo por 5 de ancho (ver figs. 12-K basadas en LAFUSTE, 1979a).

-Los heterocorales tienen una identidad microestructural marcada por un tipo de elementos en principio exclusivos de sus murallas. Son las genículas (ver figs. 12-L tomadas de LAFUSTE, 1981), microlamelas cónicas con un perfil en "v" característico. Además aparecen microlamelas cupoladas y elementos fibrosos en las láminas medias, todos ellos de muy pequeño tamaño.

-Los corales rugosos cuyo estudio microestructural con L.U. ó M.E.B. ha sido publicado son escasos. Las diferencias con tabulados se refieren tanto a una mayor variabilidad en los tamaños (100-120 micras por 5-12 micras, para lamelas ó 40-60 micras por 5-12 micras, para "microlamelas"), como a la separación lamela-microlamela muy neta en tabulados, pero más difusa en rugosos.

Dadas estas circunstancias y siguiendo las ideas de SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974a), no utilizaremos el término microlamela, sino más bien lamela recurvada, refiriéndonos a elementos estructuralmente equivalentes, cuya característica esencial es ser intermedios entre lamelas y fibras. Dentro de esta amplia variedad, incluso han sido descritos elementos similares a las genículas de los heterocorales, pero de mayores dimensiones, en las murallas de rugosos (lamelas en codo, diferentes de las descritas más arriba, ver SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1974b) y en esta Tesis veremos incluso morfologías también cercanas a las "grundulae" (ver fig. 13-A y B).

Al igual que en tabulados existen elementos intermedios entre lamelas y fibras denominados lúnulas, en rugosos existen también formas intermedias, aunque en este caso dichos elementos alcanzan un gran desarrollo y no tienen porqué relacionarse necesariamente con zonas de transición.

Este tipo de microestructura intermedia pero no de transición, ha sido descrita por SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974a) para *Koninckophyllum complexum* como tejido fibro-lamelar o intermedio, aunque este autor no describió detalladamente las unidades elementales. Dichas unidades están relacionadas con lamelas recurvadas y nosotros las denominaremos en esta Tesis "tridentes" (ver fig. 13-D).

En corte longitudinal, observamos que la estructuración de los mismos consiste en fibras de terminación aguda, que permanecen unidas por la base y cuyas secciones son típicamente triangulares en sección perpendicular a su eje "c" (ver Lám. XIV, figs. D y E). Dicha base corresponde al contorno de una lamela recurvada. Tales lamelas recurvadas pueden observarse con desarrollo vertical sólo incipiente en las partes internas del estereoplasma de los septos, o en la base de disepimentos, tábulas u otras zonas. El recurvamiento de la parte lamelar basal hace que la dirección de las expansiones fibrosas que surgen de ella, sea típicamente "cerrada" en lugar de abierta como es propio de los haces de fibras.

Figura 12.- Nomenclatura microelemental: gránulos y lamelas.

A.- Microestructura granular en el cnidario primitivo *Tabulaconus* en la que podemos observar la diferenciación que puede verificarse en este tejido (modificado de DEBRENNE, ROLAND & LAFUSTE, 1987, figs. 7-3 y 8).

B.- Microlamelas con diferentes direcciones de acrección en *Rizhoporia tubaria* (tomado de LAFUSTE & PLUSQUELLEC, 1988, fig. 6).

C, D y E.- Diferentes tipos de microlamelas (Modificado de RODRÍGUEZ, 1989, fig. 2). C representa microlamelas "escuteladas" en *Planalveolites*, D corresponde a microlamelas cupulares en *Alveolites* y E a microlamelas cupulares en *Parastriatopora*.

F, G y H.- Diferentes morfologías de lamelas ondulosas. F, disposición rectilínea, G, disposición con multiconcavidad, H contacto entre dos lamelas discordantes (las tres figuras tomadas de la fig. 5 de LAFUSTE, SEMENOFF TIAN-CHANSKY & PLUSQUELLEC, 1992).

I.- Comparación de elementos lamelares entre *Calceola* (I) y *Goniophyllum* (J). La fig. K se refiere a las lamelas en "tenaille" de *Calceola* (tomados de LAFUSTE, 1983, fig. 3).

J.- Lamelela en codo (sombreada) del estereoplasma lamelar de *Michelinia rectotabulata* (tomado de TOURNEUR *et al.*, 1989, figura 4).

L1 y L2.- En L1 una sección de los microelementos típicos de los heterocorales, las genículas, en L2 una reconstrucción espacial de las mismas y sus diferentes tipos de secciones (ambas tomadas de LAFUSTE, 1981, figs. 2f y 3 respectivamente).

K1, K2, y K3.- Estas tres figuras representan diferentes aspectos de los microelementos denominados grándulas. En K2 observamos un corte paralelo según el eje largo de estos microelementos (en la otra dirección paralela el corte corresponde al de una microlamela). Una reconstrucción de este tipo de lamelas la observamos en K1, mientras que en K3, se representa mediante un bloque diagrama el aspecto diferente de la capa fibrosa externa (F), la capa lamelar intermedia (L) y la capa interna de grándulas (G). En este bloque de diagrama es de destacar el aspecto en corte tangencial que se asocia a cada tipo (estas tres figuras han sido tomadas directamente de LAFUSTE & TOURNEUR, 1992, figs. 5, 6 y 8 respectivamente).

M y M1.- Desarrollo de estructuras en zig-zag lamelar en *Keforneidictium*. En M observamos un detalle de las lamelas y sus contactos discordantes, mientras que en M1 observamos un esquema aproximado de su aspecto general (ambas figuras tomadas de LAFUSTE & PLUSQUELLEC, 1976, figs. 10 y 8 respectivamente).

N.- Bloque diagrama mostrando una sucesión de microelementos en *Syringopora*. En este esquema se observan los diferentes tipos de secciones observables y su relación y sucesión. Las abreviaturas significan: F, capa fibrosa externa, MI, capa microlamelar, Lo, capa lamelar ondulosa y Ef, espina septal fibrosa (tomado de LAFUSTE, SEMENOFF TIAN-CHANSKY & TOURNEUR, 1992, fig.6).

O.- Este dibujo corresponde a un corte transversal de la muralla de "*Beaumontia*" *guerangueri*, en donde podemos observar el paso entre diferentes capas de microelementos y la aparición de elementos intermedios entre lamelas y fibras, denominados "lúnulas" (tomado de LAFUSTE, 1978, fig. 2).

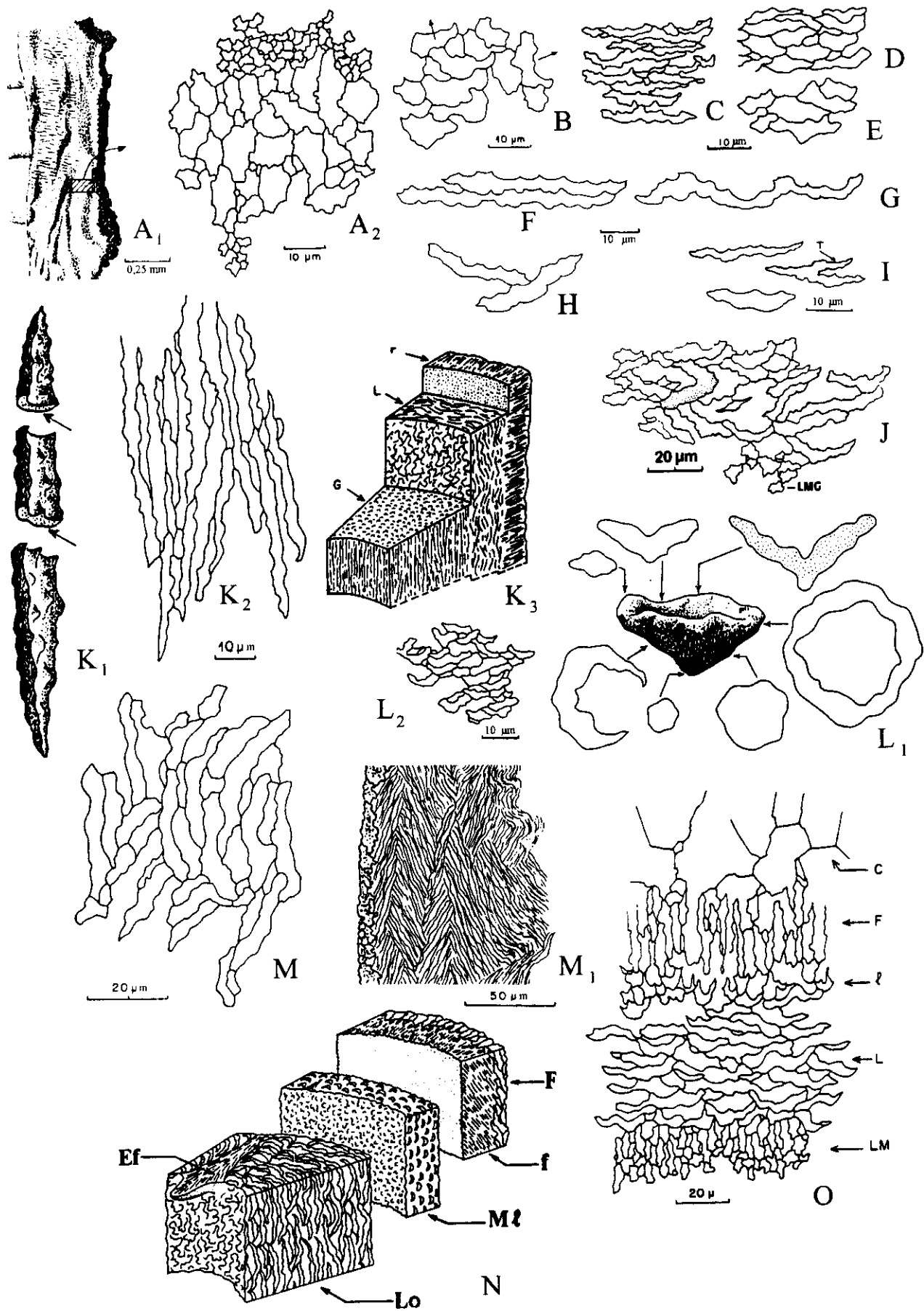


Figura 13.-

A y B.- Dibujos de LU realizados en el ejemplar LAI-90, forma amplexoide anómala asociada a la especie *Maimonella lamellata*. Se observan secciones típicas de lamelas rectilíneas con una dimensión paralela al eje "c" muy desarrollada (elementos similares a grundulas). En B el corte es transversal y observamos los elementos en el diedro normal y también una zona de cambio a diedro inverso. En F el corte es mixto, observándose secciones paralelas según el lado corto y también secciones tangenciales (arriba a la derecha).

C.- Dibujo de LU donde observamos lamelas "suaves" en una organización de falso diedro que en las zonas externas da lugar a elementos fibroides (sección transversal del ejemplar LAI-95, holotipo de *Cania griffithoides*). En este dibujo observamos en el centro fascículos de eje apiñados y cortados oblicuamente.

D.- Dibujo basado en LU del ejemplar SSE/18-4 (*Rylstonia* cf. *benecompecta*) mostrando el aspecto y desarrollo de los microelementos intermedios denominados por nosotros "tridentes" (para más detalles ver las ilustraciones del apéndice microestructural del género *Rylstonia*).

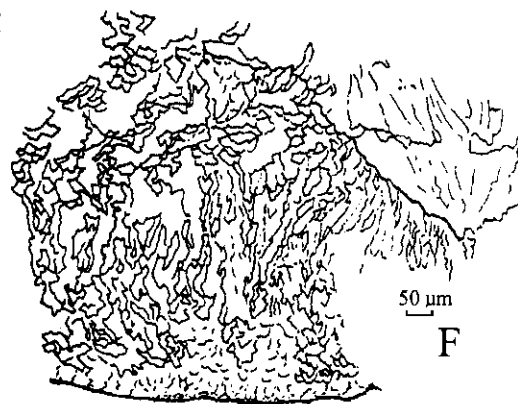
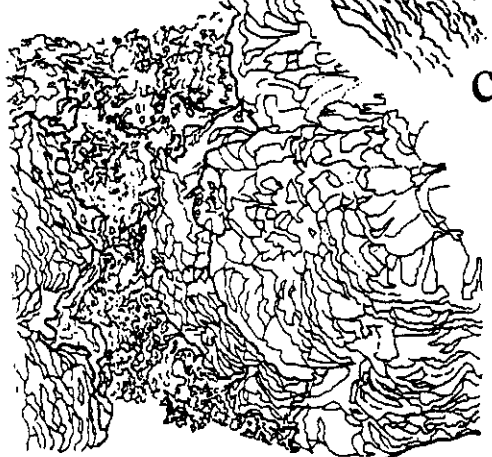
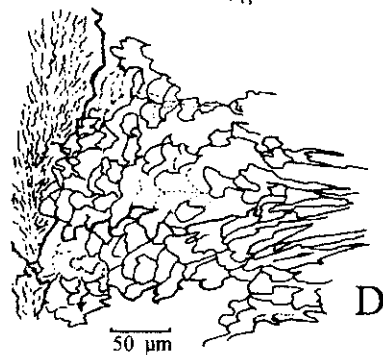
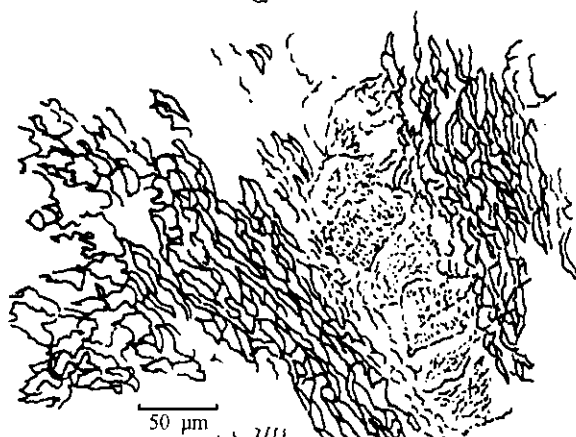
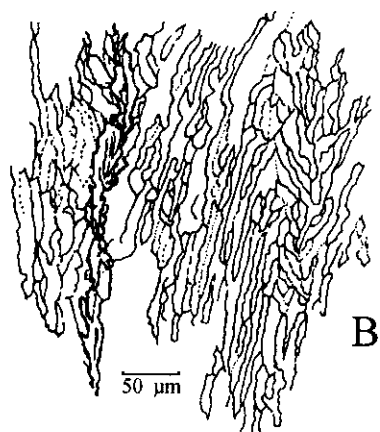
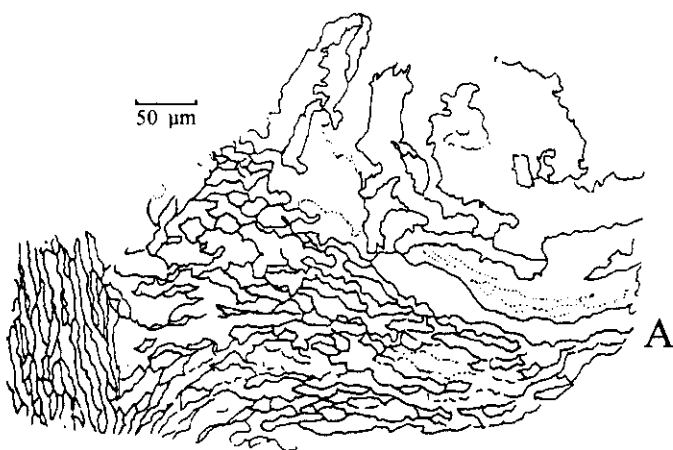
E.- Dibujo de LU en el que observamos el desarrollo de la microestructura granulo lamelar del mesoplasma y las bolsadas lamelares del estereoplasma, que en su zona más externa conforman elementos prismáticos de tipo fibroide. Este ejemplar (SSE/12-40) es algún tipo de axofílido recogido en la Sierra de la Estrella (comparar con los axofílidos descritos en SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1974a).

F.- Dibujo basado en LU mostrando el desarrollo de elementos intermedios irregulares en la muralla externa del ejemplar LAI-114, perteneciente a *Maimonella variabilis*. Obsérvense los posibles parecidos con tridentes típicos, así como con microlamelas y genículas.

G.- Dibujo de LU mostrando un detalle de la microestructura granulo fibrosa tal y como se desarrolla en el ejemplar LP2/10-38, perteneciente a *Rylstonia benecompecta* (ver apéndice microestructural de este género).

H.- Dibujo de LU, con un detalle de la naturaleza parcialmente granular (intermedia entre fibras interpenetradas y filas de gránulos) de los elementos fibrosos desarrollados en los fascículos semifusionados de una forma disepimentada de la Sierra de la Estrella (probablemente pertenece al género *Aulina*, ver también la lámina XIV, figuras 1 y 2).

I.- Dibujo de LU mostrando un detalle de fibras de mesoplasma en una zona abierta del mismo en el ejemplar SSE/18-4 (corte longitudinal) perteneciente a *Rylstonia* cf. *benecompecta* (forma fibrosa). Las fibras son à bosselures, pero dando un aspecto angular y "reticulado" (ver apéndice microestructural del género *Rylstonia*).



Formas típicas de tridentes como las que hemos descrito, suelen ser de gran tamaño, con grosores que en su base pueden sobrepasar las 25 micras, siendo su longitud entre 40 y 70 micras. Las expansiones fibrosas, a veces individualizadas como verdaderas fibras o incluso prismas, pueden alcanzar las 120-140 micras.

Sin embargo puede desarrollarse tejido intermedio con formas menos definidas y tamaños claramente menores (ver fig. 13-F). En estos casos, abundantes especialmente en determinados tipos de murallas, los elementos están más cercanos al concepto de microlamela, aunque su tendencia a dar paso a elementos fibrosos es acusada. Este tipo se incluirá de momento en el concepto de tridente, aunque debe ser mejor caracterizado en el futuro.

A parte de todos estos tipos lamelares nosotros distinguimos uno más, que no logramos identificar con ninguno de los ya descritos. En los taxones con septos continuos o bien en los mesoplasmas que llegan a alcanzar un gran desarrollo (ver más adelante), se suelen observar elementos lamelares pero que no presentan una curvatura muy marcada y los bordes son escasamente accidentados. Por estas características las hemos denominado lamelas "suaves" o también lamelas de mesoplasma (ver fig. 13-C). Estos elementos suaves muchas veces dan paso a fibras, aunque dicho paso suele verificarse solamente en un extremo de la lamela, al contrario de las lamelas corrientes, en las que el paso a fibras afecta a toda su longitud.

B-3) *Fibras.*-

Con el término fibra se hace referencia a elementos que se desarrollan en longitud, según la misma dirección que su eje "c".

Los elementos fibrosos mejor descritos hasta la fecha son las llamadas fibras "*à bosselures*" (LAFUSTE & FISCHER, 1971). Estas fibras son elementos más típicos de las zonas de eje y se caracterizan por sus contactos interpenetrados (fig. 14-A). La forma de estos "encajes" o bosselures, es más o menos marcada, variable incluso de una especie a otra (ver fig. 14-A sacada de LAFUSTE, 1986). Un aspecto que hemos observado en este tipo de tejido es una distribución aparentemente reticulada en el seno de los fascículos (ver fig. 13-I o la Lám. VI, fig. J). Este aspecto reticulado al que haremos referencia en las descripciones, puede estar debido a fibras interpenetradas con expansiones más angulosas, en zonas donde el corte es oblicuo a los elementos.

Además de este polimorfismo entre las fibras *à bosselures*, pueden observarse otros tipos de fibras en los esqueletos de corales paleozoicos. Este segundo gran grupo corresponde a fibras o prismas de mucho mayor tamaño, que normalmente se desarrollan en regiones periféricas y que raramente muestran contactos interpenetrados como en el tipo anterior (ver figs. 14-I). En tabulados, estos elementos suelen estar poco desarrollados y cuando aparecen han sido descritos con el término de fibroides. PLUSQUELLEC (1980) denominó también fibroides a los elementos de las capas fibro-prismáticas desarrolladas en las caras externas de los septos de *Adradusia*, a partir de estereoplasmas lamelares.

En esta tesis distinguiremos entre elementos fibrosos de mesoplasma, que suelen ser *à bosselures*, y elementos fibrosos de estereoplasma, que muchas veces corresponden a fibroides prismáticos como los descritos en la literatura, pero que alcanzan una mayor variedad de formas.

Dicha variedad dependerá un tanto de la base sobre la que se apoyan: lamelas, gránulos o directamente sobre la superficie del mesoplasma.

Si las fibras crecen a partir de superficies lamelares previas tenemos fibras claramente prismáticas, que se corresponden bien con el término de fibroide (fig. 14-I,2). Sin embargo si las fibras parten de láminas medias negras de tipo granular, serán más estrechas aunque con un notable desarrollo en longitud (ver por ejemplo fig. 14-I,1 y I,3). Este tipo de fibras, típicas en

zonas fibronormales, pueden mostrar bordes laterales más o menos heterogéneos, pero dichos perfiles no son comparables a los encajes de las fibras à bosselures, aunque muestran también polimorfismo, que quizás en un futuro pueda ser de importancia para la clasificación.

B-4) Elementos hialinos.-

En corales Tabulados existe una extensa nomenclatura para describir los elementos asimétricos, la mayoría hialinos, que aparecen en las láminas medias de murallas compartidas (ver fig. 15), en zonas donde las mismas están semiabiertas (ver "granules allongués" en LAFUSTE & PLUSQUELLEC, 1986a, "cauliculas" LAFUSTE & PLUSQUELLEC, 1986b, "plaquettes" en LAFUSTE & TOURNEUR, 1988b, "stelloïdes hyalines" en LAFUSTE & TOURNEUR, 1988a, "longs éléments hyalins" en LAFUSTE & TOURNEUR, 1990, "baguettes" en LAFUSTE & TOURNEUR, 1991b o "varillas" en LAFUSTE, FERNÁNDEZ & TOURNEUR, 1992).

Este tipo de elementos asimétricos han sido observados por nosotros en las murallas compartidas de formas coloniales cerioides del coral rugoso *Lithostrotion* del que hemos realizado LU y como en el caso de las láminas medias de corales tabulados (ver figs. 14-E, F, G y H)), se observan impurezas, además de una falta de simetría marcada.

Estos elementos sin embargo, están peor desarrollados en formas coloniales fasciculadas, aunque también han sido figurados (ver por ejemplo fig. esquema de *Syringopora*, tomada de LAFUSTE *et al.*, 1992) y quizás corresponden a los elementos de crecimiento vertical de la parte más externa de la muralla de *Siphonodendron* descrita por SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1984).

Este tipo de elementos están ausentes de las formas solitarias sin diseipimentos y por tanto no aparecerán en las discusiones, si bien su interpretación será incluida en el modelo de esqueletogénesis.

C) Jerarquía de segundo orden.-

Los elementos descritos hasta ahora, pueden agruparse en zonas más o menos definidas, que a su vez funcionan como unidades de construcción. Esto sucede habitualmente en el caso de fibras, aunque es menos corriente entre elementos lamelares y no llega a producirse en el caso de gránulos salvo en algunas excepciones.

C-1) Fascículos y "trabéculas".-

El término "fascículo" se ha utilizado preferentemente en referencia a tejido fibroso. Para algunos autores (OGILVIE, 1897, WANG, 1950) el fascículo sería la unidad básica del tejido fibroso, más importante incluso que la propia fibra. Su génesis, al menos en tejido fibroso, se asocia al crecimiento esferulítico (BRYAN & HILL, 1941).

Los fascículos son haces de microelementos en los que predomina una distribución óptica determinada y que están en contacto discordante con el tejido adyacente. La ordenación interna de estos elementos puede ser bastante alta, dándose el caso de que en un corte perpendicular a su eje mayor, llegue a observarse una cruz de extinción recta (ver Lám. I, fig. A) o bien menor, observándose un patrón más difuso (Lám.I, fig. C).

Los fascículos nunca se desarrollan alrededor de un centro de calcificación (Lám.I, fig. F), aunque pueden partir de él (Lám. XIV, fig. A), y cuando alcanzan cierta extensión en anchura y longitud su estructura interna es en *jet d'au* (Lám. I, fig. B). Según este concepto general, la forma, el tamaño y la composición interna elemental, son altamente variables, como veremos.

Figura 14.- Nomenclatura de tipos fibrosos y algunas disposiciones de tercer orden.-

A.- En esta figura se recogen diferentes tipos de fibras *á bosselures* indicándose diferencias de tamaños y desarrollo así como en la forma y contorno de los rebordes interpenetrados (tomado directamente de LAFUSTE, 1986, fig. 1).

B.- Reconstrucción de la hipotética disposición interna de los elementos fibrosos en una "trabécula" en *jet d'au* (tomado de PLUSQUELLEC & SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1972).

C.- C1 corresponde a una reconstrucción hipotética de un haz de fibras o "desmide" según la nomenclatura propuesta por LAFUSTE (1979b). En C2 observamos un corte transversal en este tipo de organización en el que las "desmides" no se disponen simétricamente respecto a un plano (ambas figuras tomadas de LAFUSTE, 1979b).

D.- Corte longitudinal de una zona de muralla compartida de un tabulado en el que observamos la evolución de la lámina media, así como una organización lamelar en diedro adaptada al relieve creado por las espinas septales fibrosas que surgen lateralmente (tomado de LAFUSTE & PLUSQUELLEC, 1980).

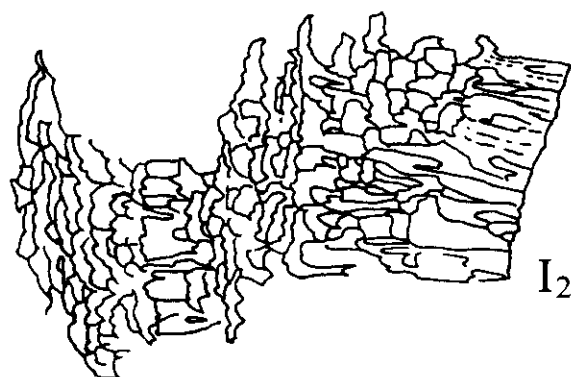
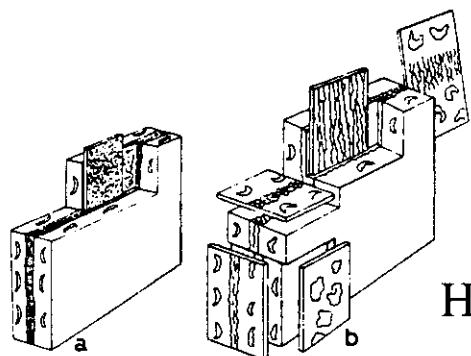
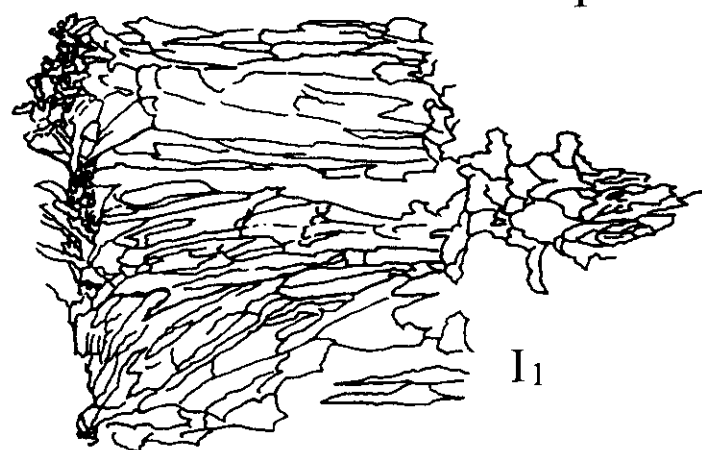
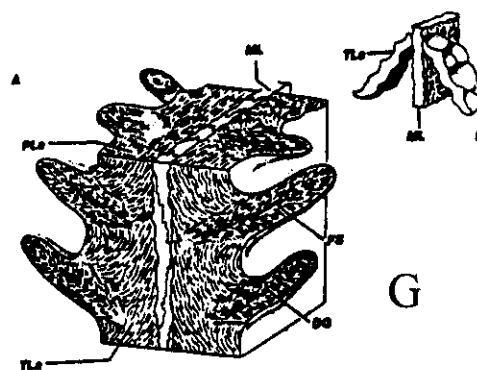
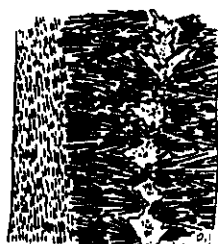
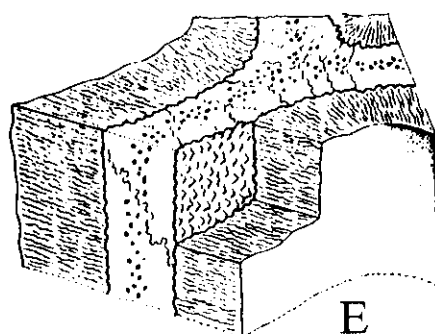
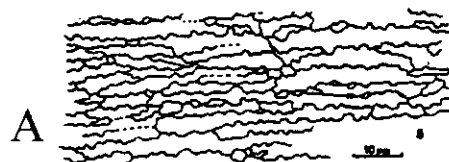
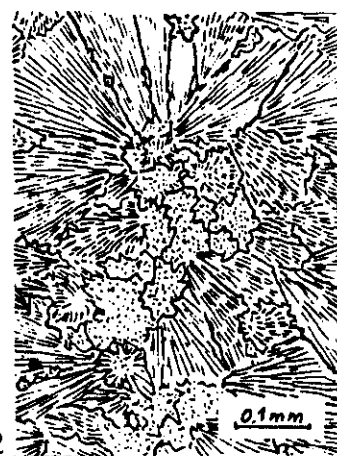
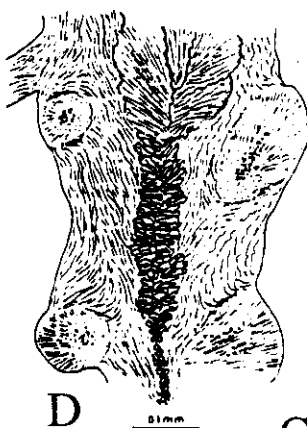
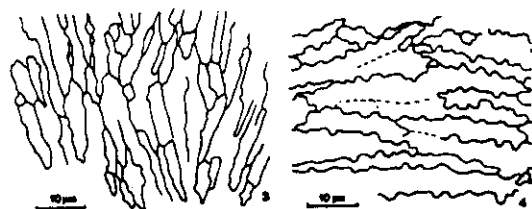
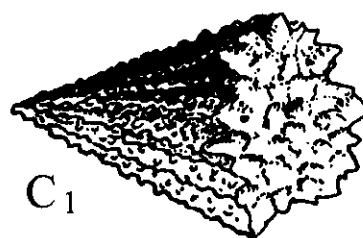
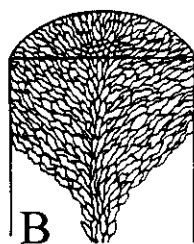
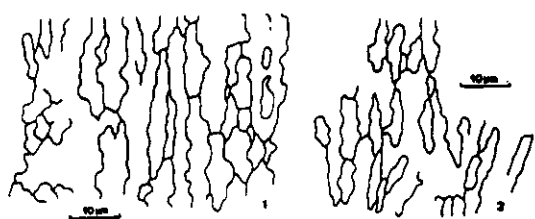
E.- Bloque diagrama mostrando la organización espacial de la zona axial de la muralla de *Thamnopora*. Obsérvese el tamaño y desarrollo de los elementos hialinos de la lámina media y la distribución de sus inclusiones orgánicas (tomado de LAFUSTE & TOURNEUR, 1991).

F.- Estructura de la lámina media en *Roemeria*. Obsérvese la estructura cónica de los elementos hialinos ("stelloides") desarrollados en el eje (tomado directamente de LAFUSTE & TOURNEUR, 1988a, fig. 18c).

G.- Bloque digrama reconstruyendo la estructura de la pared de *Kiaerites* en la que observamos elementos hialinos en la zona medular y desarrollo "tectiforme" (corresponde a un diedro inverso) en el recubrimiento lamelar adaptado a las espinas septales fibrosas (tomado de LAFUSTE & TOURNEUR, 1990, fig. 8).

H.- Dos bloques diagrama mostrando la evolución de la lámina media en *Parastriatopora* (LAFUSTE *et al.*, 1992). En a observamos el aspecto idealizado en la parte medular de la rama y en b, las transformaciones que sufren los elementos granulares, pasando a formar "varillas" (nótese la representación del aspecto en corte tangencial de las lamelas).

I.- Tres dibujos de LU mostrando diferentes tipos de elementos fibroides o fibras de estereoplasma. En I-1 las fibras surgen de la LMN, en I-2 surgen de elementos lamelares y en I-3 los elementos fibrosos se desarrollan en una zona abierta de la columnilla sobre una base previa microfibrrosa. I-1 proviene de una LU transversal del ejemplar LAI-49 perteneciente a *Claviphylum? sandoi*, I-2 proviene de una LU transversal de un septo del ejemplar SSE/18-14, perteneciente a *Ufimia* sp.3, e I-3 proviene de una LU longitudinal en la columnilla del ejemplar SSE/18-4 perteneciente a *Rylstonia* cf. *benecompecta*.



En mesoplasmas abiertos podemos observar fascículos que aparecen remarcados por una alta concentración de impurezas. A estos fascículos les hemos denominado "fascículos de eje" (ver Lám. I, figs. C y D) y corresponden a algunos de los tipos de trabéculas más pequeñas que han sido descritos en la literatura de corales paleozoicos, con distintos nombres según su organización de conjunto (ver nomenclatura trabecular de WANG, 1950 o de HILL, 1981).

Otro término que parece equivaler al concepto de fascículo de eje es el de "desmide" que viene a significar haz de fibras y que fue propuesto por LAFUSTE (1979). Este término se define como contraposición a trabécula y es a este nivel donde resulta confuso, pues según me parece, se mezclan dos jerarquías diferentes de organización (fig. 14-C).

Lafuste propone un término para diferenciar una organización fibrosa trabecular en la que existe un plano de simetría, de otra organización fibrosa desmidoide sin planos de simetría. Para ello define la "desmide" que es un haz cónico de fibras à bosselures, es decir, ni más ni menos que un fascículo, aunque en principio escasamente ordenado.

En nuestra opinión, como ya dijimos en otro apartado, el término trabécula (siguiendo más o menos a CUIF & GAUTRET, 1993), debe restringirse a aquellas estructuras de desarrollo vertical, en el que las fibras parten de un eje de calcificación (esto no es lo mismo que plano de simetría). De hecho las trabéculas en escleractinios suelen estar formadas por haces de fibras que crecen alrededor del eje de calcificación (fig. 10-H).

Esta distinción supone que la trabécula es una organización de mayor jerarquía que el fascículo y la desmide, y que la comparación realizada por Lafuste, se referiría más bien a la organización vertical simétrica de fascículos (que el denomina "trabecular") frente a una organización no simétrica de fascículos (que el denomina desmidoide), siendo sin embargo los elementos de una y otra equivalentes (desmide = fascículo).

En nuestros ejemplares los fascículos de eje pueden aparecer formando una sola fila o serie, o bien formando grupos de fascículos (ver Lám. I, fig. C y D). Estos grupos o racimos de fascículos rara vez alcanzan una organización simétrica (es decir que serían desmidoides) aunque estén en los ejes septales; además existen ejemplares que pasan de tener una sola fila, a mostrar racimos en zonas septales equivalentes (Lám. VI, fig. F).

Sin embargo no siempre los fascículos están tan bien delimitados, existiendo diferencias incluso dentro del mismo ejemplar (Lám. I, figs. D y E). En estos casos lo que sucede es que los fascículos muestran límites difusos o simplemente están parcialmente fusionados (ver Lám. I, fig. E). En un caso extremo la fusión completa da lugar a un fascículo de mayores dimensiones pero con la misma estructura interna en jet d'au. Cuando casi todo el septo tiene esta textura, nosotros lo hemos descrito como septo microfibrroso o aterciopelado (ver más adelante en tipologías de séptos).

Es a este nivel donde se puede generar una mayor confusión, ya que la existencia de dominios de grandes dimensiones donde no se observan fascículos de eje nos devuelven nuevamente a la utilización del término trabécula. De hecho el término se ha utilizado en este sentido en varias ocasiones (por ejemplo en PLUSQUELLEC & SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1972, para el género *Combophyllum* o PLUSQUELLEC, 1980, para el género *Adradosia*). Dichas trabéculas con estructura interna en jet d'au son también equivalentes a las "espinas" septales fibrosas observables en muchos tabulados (por ejemplo LAFUSTE *et al.*, 1992 y las figs. 12-N y 14-D y G).

Estas trabéculas de gran tamaño con estructura interna en jet d'au deberían ser diferenciadas nomenclatorialmente de las verdaderas trabéculas con eje de calcificación, ya que en muchas ocasiones tienen la misma importancia y papel construccional (ver Lám. I, figa. A y B), aunque genéticamente y quizás también filogenéticamente sean muy diferentes.

Más en general, con el término fascículo también denominaremos a todos aquellos haces de elementos, sean o no fibrosos, que tienen una orientación óptica determinada y son discordantes con el tejido circundante. Así podemos observar zonas fasciculares de eje que en detalle están formadas por elementos intermedios entre gránulos y fibras à bosselures (ver fig. 13-G y H). Este estado intermedio puede ser la razón del término microestructura "gránulo fibrosa" acuñado por SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974a) para el mesoplasma de corales de tipo axofilido (igual sucedería con el término "gránulo lamelar", cuyas transiciones podemos ver en la fig. 13-E).

En las láminas medias de corales tabulados y en relación con los microelementos que hemos denominado hialinos, han sido descritas organizaciones en jet d'au en las zonas distales de las mismas (ver por ejemplo la fig. 14-D, basada en LAFUSTE & PLUQUELLEC, 1980) aunque en estos casos no podamos hablar realmente de organizaciones fasciculares *sensu stricto*, sino más bien de aperturas irregulares de escaso desarrollo vertical.

Más corriente es observar elementos fasciculares en otras regiones no axiales de los corales. Muchas veces estos haces de microelementos están formados por fibras de estereoplasma: haces, "boundles", "bouquets" (ver SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1984) o simplemente dominios, pero otras muchas veces los elementos suelen ser recurvados o tridentes más o menos desarrollados o en el caso de tabulados, regiones microlamelares (ver términos como apilamiento o pseudofibra, PLUSQUELLEC & TCHUNDINOVA, 1976). En todos estos casos los fascículos pueden mostrar una base ancha en lugar de un vértice, dejando de observarse una forma general cónica (para el género *Rylstonia* que alcanza un buen desarrollo de este tipo, utilizamos en la descripción el término de "hogueras" para los fascículos de tridentes, ver Lám. XIV, fig. G).

Cuando el tejido es lamelar ondulado también es posible observar una fasciculación incipiente en algunos casos (ver Lám. I, fig. L). La organización no llega a producir zonas de secreción discordantes sino más bien amplias zonas continuas aunque fuertemente onduladas. Esta textura es más bien de tercer orden y la describiremos con más detalle en el siguiente apartado (ver textura en "caja de huevos").

Las verdaderas trabéculas, que en realidad tienen un grado de jerarquía mayor del contemplado aquí, son raras en nuestros ejemplares, siendo lo más común observar algunos taxones con organización trabecular incipiente (ver Lám. I, fig. I). En todos estos casos lo que sucede es que la línea media negra y granular (ver más adelante LMN) se desestabiliza con la ontogenia y en lugar de producir aperturas, produce discontinuidades en su trazado. Este proceso da lugar a los "stirn zone" (SCHINDEWOLF, 1942) o zonas septales frontales y escalonadas, típicas de septos fibronormales (ver lám. I, figs K.), pero también presentes en septos tripartitos (ver más adelante y Lám. I, fig. H).

Otros tipos de subdivisión de la LMN en lugar de ser frontales afectan a cualquier parte de la estructura y suelen estar relacionados con trazados tortuosos previos. Otras veces aparecen elementos carenales derivados de la LMN que pueden ser transversales (es decir perpendiculares al trazado principal) o bien longitudinales (es decir paralelos, ver *Convexiphyllum pilitense* o bien *Saleelasma alta*).

Todos estos tipos de subdivisión de la LMN son trabeculizaciones sólo incipientes. Cuando las trabéculas llegan a desarrollarse completamente, estos ejes de calcificación alcanzan autonomía y desarrollo vertical apreciable (ver *Convexiphyllum gigas*).

D) Jerarquía de tercer orden.-

D-1) *Elementos radiales.*-

Siguiendo las ideas propuestas por SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974a y b) pensamos que en la morfogénesis de los elementos radiales (septos y elementos radiales de las columnillas) es de suma importancia la verificación de una separación entre fases de secreción. Este autor utiliza dos términos para ambas fases que seguiremos en esta tesis a pesar de que dicha nomenclatura presenta ciertos problemas etimológicos (ver SCHOUPE & STACOL, 1966 ó SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1974b). Nos referimos a la dualidad Mesoplasma-Estereoplasma, denominando el primero a una fase de eje y el segundo a una fase de revestimiento.

La existencia de desarrollos mesoplásmicos libres de estereoplasma en zonas caliculares (estando presente esta segunda fase en zonas más bajas) prueban que dicha separación es real (ver fig. o argumentaciones y dibujos en SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1974a).

Este autor diferencia septos sin fases de secreción separadas, de septos con dos fases de morfología y contornos variables. Al primer tipo nosotros lo denominaremos septo continuo y al segundo tipo, cerrado o intermedio, dependiendo principalmente de la extensión y forma del mesoplasma.

Respecto a los septos continuos es muy importante una observación realizada por este autor y se refiere a la "trabeculización" que puede verificarse en dichos septos, siendo este proceso independiente de la segregación de las fases meso-estereoplasma. Las "trabéculas" de las que habla, pensamos que son en realidad los fascículos de eje y "espinas septales en jet d'au" cuya naturaleza ya describimos más arriba. Este fenómeno de fasciculación ha sido representado en las figuras de la lámina I (figs. D y E) y muestran claramente que dichos elementos son independientes efectivamente de la aparición de fases de secreción separadas.

Sin embargo el principal problema en la clasificación y nomenclatura de las tipologías de septos proviene de la comprensión de la verdadera naturaleza de los distintos tipos de mesoplasma observados. Esta comprensión ha sido más bien un resultado de esta Tesis que un conjunto de conceptos y nomenclatura que poder utilizar. Como en principio no entendíamos las nomenclaturas propuestas por otros autores, decidimos emplear en las descripciones una división terminológica simple.

Así, distinguimos LMN, que significa lámina media negra, de la LMC que significa lámina media clara, ambos términos puramente descriptivos y poco comprometidos genéticamente.

D-1-1) *Septos continuos* (ver Lám. II y VI).-

Los septos continuos pueden ser completamente fibrosos (existiendo o no procesos de diferenciación de fascículos de eje). Dado que las fibras en este tipo de septos son siempre de mesoplasma (en general à bosselures) y dichas fibras son siempre de menor tamaño, hemos denominado a estos septos microfibrosos o aterciopelados, términos que concuerdan bien con su aspecto general, de textura suave y de coloración clara, además de una típica extinción ondulante con nícoles cruzados (ver fig. A de la lámina II).

Existen además septos continuos, también con extinción ondulante, pero cuya composición interna es más compleja, apareciendo elementos lamelares (lamelas suaves) e incluso elementos fibroides. En dichos septos también puede haber "trabeculización" aunque en general lo más importante es anotar que la estructura general es un tipo algo peculiar de "falso diedro" (ver más adelante) en el que predominan elementos como las lamelas suaves (ver fig. A de la Lámina VI).

En la mayoría de los casos los septos continuos muestran una segregación sólo incipiente

de dominios triangulares externos. Estos casos han sido mantenidos dentro de la denominación, siendo el principal criterio para separar estos tipos de otros similares, el desarrollo ontogénico observado. Según este criterio son septos continuos sólo aquellos que lo son completamente en sus fases juveniles.

D-1-2) LMN, *lámina media negra* (ver Lám. I, figs. G y H).-

En lámina convencional dichas regiones se observan como líneas negras, descritas en la literatura desde hace mucho tiempo. Los estudios de lámina ultrafina indican que dichas líneas son más bien láminas con un desarrollo en anchura determinado, en donde predominan los gránulos (ver LAFUSTE *et al.*, 1992).

El color negro en lámina convencional pensamos que es debido al gran desarrollo de contactos suturados o netos relacionados con los gránulos. Algunas LMN algo diferentes (no tienen gránulos) han sido interpretadas de este modo por LAFUSTE & TOURNEUR (1991, y nuestra fig. 10-E, que está tomada de este trabajo). Dichos contactos no se corresponden exactamente con el contorno de los elementos, indicándonos, que ambas cosas son diferentes (ver fig.10-F).

Apoyando esta interpretación deberíamos observar gránulos en láminas medias en las que no se desarrollaran contactos suturados. Esto ha sido descrito como decíamos más arriba, para láminas medias de corales rugosos con disepimentos. Así, SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974a), utiliza los términos de microestructura gránulo-fibrosa y gránulo-lamelar para el mesoplasma de algunos taxones (ver por ejem. género *Axophyllum*, fig. 13-E). Pensamos que quizás los elementos de estos mesoplasmas podrían ser interpretados como protofibras ó términos extremos de fibras "à bosselures"(ver apartado sobre las fibras) con una orientación vertical preferente (ver fig. 14-A).

Además también observamos otra circunstancia: los elementos de una lámina media negra pueden cambiar de forma con la otogenia sin que dicha lámina media cambie de aspecto en lámina convencional (ver la formación de las "varillas" en la fig. 14-H, tomada de LAFUSTE *et al.*, 1992).

Entre nuestras LMN parece haber diferentes tipos de organización aunque aún nuestro estudio no es lo suficientemente profundo como para poderlas sistematizar y sólo distinguiremos los tipos de fenómenos de subdivisión que observamos en ellas (fenómenos de trabeculización incipiente de los que hablábamos en un apartado anterior). El único término que hemos utilizado en algunos casos es el de LMN en cremallera, en el que se observan pequeños elementos fibrosos asociados lateralmente a la LMN (ver Lám. I, fig. G).

D-1-3) LMC, *lámina media clara*.-

Caracterizada por presentar desarrollo en anchura y un relieve lateral importante, estando internamente limpios de contactos netos o suturados entre los elementos.

Este tipo de mesoplasma pueden formar parte de la ontogenia de un ejemplar que también desarrolla LMN parciales. En estos casos, que denominamos mesoplasmas intermedios, la relación más normal es que los mesoplasmas cerrados den lugar a mesoplasmas abiertos, siendo notable que en nuestras colecciones no hayamos observado ningún caso en el que se verifique lo contrario (fig. 15-B,4,6 y 8).

El perfil de las LMC en corte transversal puede tener bordes más o menos aserrados. Existen mesoplasmas totalmente vermiculares, sin estrangulamientos, otros con estrangulamientos de borde redondeado, otros con estrangulamientos de bordes marcadamente agudos etc. Todo ello suele guardar íntima relación con la estructura interna observada en el mesoplasma (ver fig. 15-B).

Figura 15.- Esquemas explicativos de la nomenclatura de tercer y cuarto orden.-

A.- Esquema de un septo tripartito con aperturas de la LMN ocasionales.

B.- De B-1 a B-7 diferentes tipos de estereoplasma. B-1, 2 y 3 corresponden a estereoplasmas lamelares con disposición en diedro normal, inverso y zig-zag respectivamente. B-4 representación de un estereoplasma en "falso diedro" basado en un mesoplasma aserrado y elementos de naturaleza tridente. B-5 corresponde a un septo lamelar pseudo fibroso donde los elementos son recurvados, perpendiculares a la LMN y con organización en apilamientos. B-6 y B-7 corresponden a estereoplasmas fibrosos, siendo B-7 un típico septo fibronormal desarrollado a partir de una LMN y B-6 un septo fibroso con mesoplasma aserrado y que por tanto forma dominios fasciculares discordantes. B-8 corresponde a un septo compuesto en donde observamos capas de naturaleza diferente.

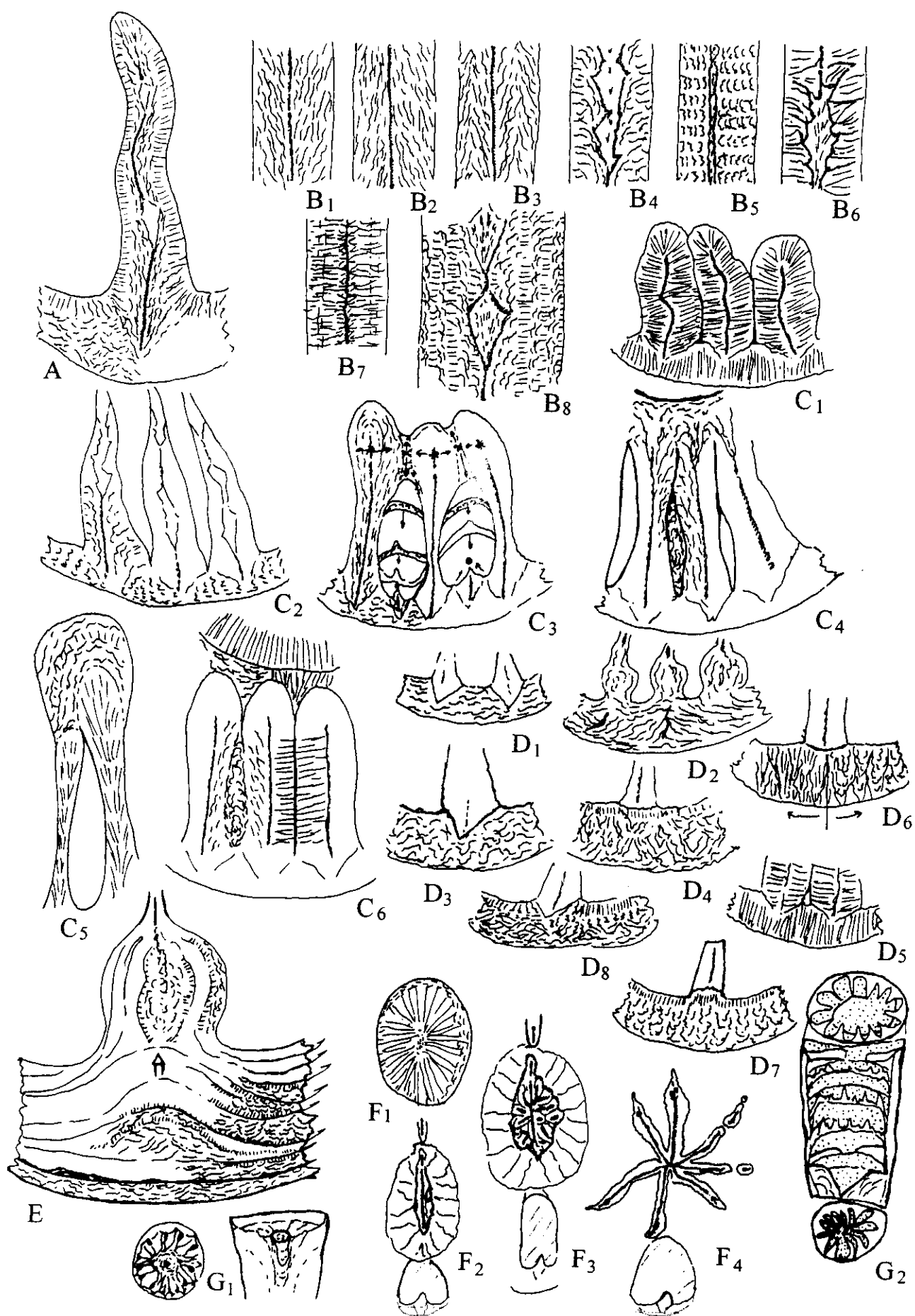
C.- Morfología septal en norma radial. C-1 ejemplo de septos gruesos. C-2 Ejemplo de septos apuntados. C-3 Ejemplo de septos ropaloides, señalando con flechas la dirección de acrección tomada en puntos singulares. C-3 ejemplo de septos con finales axiales fusionados. C-5 ejemplo de capuchón axial para una pareja septal contratingente. C-6 tipos de contactos y sellos: a la derecha un contacto neto entre septos fibronormales, a la izquierda un contacto con desarrollo de sello interseptal; en la parte superior, sello pericolumnar, a la izquierda lamelar y a la derecha fibroso.

D.- Tipos de murallas. D-1, lamelar simple. D-2, lamelar con desarrollo de diedros laterales y zonas de sutura entre ellos. D-3 lamelar ondulosa en "caja de huevos". D-4 lamelar en zig-zag angular. D-5, fibronormal simple. D-7, predominantemente tridente, sin una organización fascicular evidente. D-6 organización fascicular, a la izquierda de tipo fibroso, a la derecha de tipo tridente. D-8 compleja con desarrollo de capas con diferentes tipos de elementos. Obsérvese base continua en D-2 y contactos netos en: D-4 y D-6, con contacto plano, D-7 con contacto convexo y desarrollo de pedestal y D-1, 3, 5 y 8 con base septal clavada.

E.- Muralla laminar y base septal continua de tipo "foundation septa" o germen septal. Obsérvese la posibilidad de que cada lámina tenga una composición elemental diferente.

F.- Diferentes tipos de estructura axial. F-1 estructura axial sin núcleo septal. F-2 Estructura axial con núcleo simple. F-3 Estructura axial con núcleo complejo. F-4 Estructura axial heterogénea o estrellada. Obsérvese en F-2 y F-3 el desarrollo lobulado del recubrimiento pericolumnar.

G.- Diferentes tipos de apertura axial. En G-1 se representa el desarrollo amplexoide en el que el crecimiento esta controlado por las superficies tabulares. En G-2, se representa la apertura aular controlada por los finales axiales. Cuando la zona axial deprimida queda completamente rellena de estereoplasma (en general de tendencia vortical) le llamamos zona axial masiva y está relacionada directamente con los finales septales fusionados.



En las zonas de eje de los mesoplasmas abiertos pueden aparecer fascículos de eje, cuyas impurezas dan lugar a *líneas de sombra* de aspecto convergente con las LMN (ver Lám. I, fig. D y E). Es importante no confundirlas: en el caso de las líneas de impurezas de las LMC no se desarrollan nunca contactos netos.

En las variaciones de esta tipología, podemos incluir la mayoría de los términos de nomenclatura septal propuestos por KATO (1963) como son, septos trabeculares, monacantinos, holacantinos, pseudotrabeculares, lamellotrabeculares e incluso, difuso-trabeculares, términos que no entramos a explicar ya que no van a ser utilizados.

D-1-4) *Estereoplasma*.-

Correspondería al tejido de recubrimiento del armazón vertical. El dominio estereoplásmico de secreción debe ser diferente espacialmente al mesoplásmico en el sentido de que la superficie secretora estereoplásmica sería abierta y lateral. Quizás esta pueda ser la explicación de la diferencia de tamaño observable entre los elementos de primer orden mesoplásmicos y los estereoplásmicos siempre mayores (ya sean lamelas ó fibras).

Como ya hemos señalado, la estructuración del estereoplasma depende en cierta medida de la forma del mesoplasma. La estructuración del estereoplasma, más allá de la organización inducida por el mesoplasma previo, contempla diferentes modalidades de secreción.

Estas diferentes posibilidades están basadas en un estereoplasma básico, constituido por dos capas, una interna lamelar y otra externa fibrosa (cuando el mesoplasma es una LMN lo hemos denominado septo tripartito, ver fig. 15-A). Las variantes consisten en un desarrollo preponderante de una de las dos capas o bien la alternancia de las mismas.

Un segundo tipo de estereoplasma sería aquel conformado principalmente por microelementos de naturaleza intermedia (tridentes o lamelas recurvadas).

Los estereoplasmas en los que predomina la capa lamelar, pueden estar contruidos por elementos que se disponen en ángulo respecto al eje septal (fig. 15, B-1, 2 y 3). Siguiendo la nomenclatura de PLUSQUELLEC (1980), utilizaremos el término "disposición en diedro" y septos en diedro, para este tipo de organización, incluyendo diedros abiertos (que denominaremos "normales", fig. 14-D) o cerrados hacia el eje (disposición "tectiforme" descrita por LAFUSTE Y TOURNEUR, 1991, que denominaremos "diedros inversos", fig. 14-G), así como cambios de dirección en los mismos (que denominaremos "zig-zag", fig. 13-M). En esta tipología se incluyen denominaciones septales tales como "feather and para-feather like" (SUTHERLAND, 1958, KATO, 1963), "pseudo-lamellar microstructure" (OEKENTORP, 1972), "chevron" (SUTHERLAND, 1958) y "zig-zag" (SCHINDEWOLF, 1942 y posteriores autores).

Hay septos formados por microelementos intermedios o tridentes, que aparentan diedro debido en muchos casos a que la acreción está adaptada a un mesoplasma con relieve. En este caso hablaremos de "falso diedro" y de septos en falso diedro (fig. 15-C). Estos falsos diedros siempre se abren hacia el eje y hacia el cáliz, nunca son cerrados, ni forman zig-zags, aunque sí pueden observarse capas alternantes de elementos ora fibrosos ora intermedios (ver fig. 15-B4 y B8).

Estereoplasmas lamelares con elementos paralelos al eje septal serán denominados en general "estereoplasmas paralelos" y corresponden a septos lamelares en nomenclatura de KATO (1963). Muchas veces las lamelas paralelas, se hacen especialmente recurvadas y más cortas, organizándose en fascículos o dominios de segundo orden (pseudofibras, etc...). Este tipo de organización, típicamente microlamelar en tabulados, ha sido denominada pseudofibrosa (SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1974a) o lamelar ortogonal, aunque se desarrolla escasamente entre CRSSD (ver fig. 15-B5).

Estereoplasmas fibrosos con fibras más o menos perpendiculares al eje o la base de las estructuras, serán denominados "fibronormales" (fig. 15-B7). Estos septos suelen partir de LMN (fibronormal y fibrolamelar de KATO, 1963) o bien de LMC de bordes rectilíneos (semi-trabecular de KATO, 1963).

Muchas veces el tejido fibroso parte de una LMC fuertemente aserrada, creando dominios de segundo orden en las fibras estereoplásmicas que así desarrollan numerosos contactos discordantes. Algunos tipos de septos difuso-trabeculares (sensu KATO, 1963) pertenecen a esta denominación. En nuestro caso nos limitaremos a describir la organización sin denominaciones específicas.

D-1-5) *Forma septal: diferenciación radial.*-

La forma general del septo está dominada por el aspecto que pueda alcanzar el extremo axial y por su mayor o menor grosor. Si los septos son de base ancha y se mantienen así hasta su eje, los hemos denominado septos gruesos (fig. 15-C1). Muchas veces sin embargo es normal que los septos de base ancha se afinen hacia el eje; entonces se dice que son en forma de espada o también apuntados (fig. 15-C2). En ambos casos estamos ante desarrollos compactos de septos engrosados. Otra posibilidad, que se suele relacionar con el desarrollo de tábulas, es el desarrollo de engrosamientos en el extremo axial y adelgazamientos en la zona media. Este tipo de septos son denominados en general ropaloides (fig. 15-C3).

Un caso particular en el que el extremo axial alcanza una organización interna compleja y casi independiente del resto del septo, es el que observamos en *Cyathaxonia rushiana*. A este elemento morfológico diferenciado lo hemos denominado capuchón axial (fig. 15-C5).

Otro caso de final axial peculiar sucede cuando los septos se fusionan para dar lugar a una apertura en la zona del eje. Estos septos sin forma definida en la región axial son denominados fusionados y serán también comentados cuando hablemos de las regiones axiales (fig. 15-C4).

D-2) *Tabulario y cierres interseptales.*-

El tabulario en corales solitarios sin disepimentos tiene una variabilidad y desarrollo menor que en tipos morfológicos más complejos. En general las tábulas se relacionan con la apertura de los huecos interseptales y el hueco axial. Se forman por la separación de láminas que parten del estereoplasma septal. El crecimiento microestructural es siempre centrífugo. En algunos casos la superficie inicial de la tábula adopta una forma *apuntada* quizás siguiendo la forma del septo menor que surge a la par en el hueco interseptal (fig. 15-C3).

En nuestras formas lo más corriente es que las tábulas estén inclinadas hacia la muralla externa, siendo esta inclinación aún mayor en determinados interseptos donde dan lugar a fósulas (alares, cardinal, antípoda). En la zona axial las tábulas pueden ser planas o convexas, sin que hayamos podido observar casos de tábulas cóncavas o deprimidas.

En el caso de que los septos menores estén polarizados, es decir que se inserten y crezcan cercanos al septo mayor adyacente en sentido antípoda, se desarrollan en su caso, tabularios también polarizados de modo que la inclinación de las tábulas es diferente en ambos tipos de huecos (más somero entre el menor y el mayor asociados). Este fenómeno da lugar a una serie de términos (contratingente, contraclinado y contrajunto) que definen el grado de polarización del menor y que en conjunto van acompañados de un tipo de tabulario denominado "*biforme*" (ver WEYER, 1972a).

Por último tenemos los huecos interseptales cerrados. Los contactos entre septos totalmente cerrados son de distintas tipologías. Pueden aparecer como límites simples y netos o bien como zonas independientes con elementos generalmente lamelares que presentan diferentes

organizaciones. A título descriptivo, estas zonas serán denominadas *sellos interseptales* (fig. 15-C6). Cuando estos sellos se producen alrededor de una columnilla axial, son denominados *sellos pericolumnares* (fig. 15-C6).

D-3) *Marginario.-*

Esta región de los corales está formada por la muralla externa, raíces septales y disepimientos en el caso de que estos aparezcan.

La muralla externa presenta muchas similitudes con las regiones estereoplásmicas y en su zona más interna puede estar íntimamente relacionada con los septos. El tejido de las murallas comienza con microelementos de menor tamaño, muchas veces granulares, que rápidamente dan lugar a elementos más definidos. En algunos casos se observa una capa externa muy fina de crecimiento vertical. Esta capa no ha sido observada en ningún CRSSD, pero parece corriente en formas disepimentadas (ver SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1984) y creemos que está relacionado con elementos de tipo hialino como los descritos en apartados anteriores. Sin tener en cuenta la relación con las bases septales, podemos encontrar las siguientes tipologías:

- Murallas lamelares simples. Las lamelas pueden ser más o menos paralelas a la superficie externa o bien desarrollar diedros. En este último caso se observan zonas de sutura entre diedros convergentes. En estas murallas es normal el desarrollo de una capa fibrosa en la zona más interna de la muralla (fig. 15-D1 y 2).
- Murallas lamelares complejas. Las lamelas se organizan formando zig-zags angulares (fig. 15-D4) o zig-zags más ondulados y redondeados (fig. 15-D3). Un caso extremo referido a las murallas onduladas es cuando estas ondulaciones son muy marcadas afectando a todo el grosor de la muralla y produciendo una organización tridimensional de células lamelares con aspecto de vórtice que en sección longitudinal recuerdan a una caja de huevos (ver Lámin. I, fig. L). Esta textura en "caja de huevos" es pseudofascicular ya que los vórtices no son discordantes con las zonas vecinas; además suele verificarse en episodios tardíos de la ontogenia, coincidiendo con fenómenos de crenulación en todo el marginario.
- Murallas fibrosas. Las murallas formadas por fibras perpendiculares sin organización mayor, son raras en nuestra colección (fig. 15-D5). Lo más normal es que las fibras se ordenen en unidades fasciculares (fig. 15-D6).
- Murallas de elementos intermedios (tridentes). Al igual que las murallas fibrosas, lo normal es que este tejido aparezca organizado en fascículos perpendiculares a la superficie externa (fig. 15-D7).
- Murallas compuestas. En este tipo de murallas existe la posibilidad de mezclar capas con desarrollos de todos los modos anteriores, aunque son especialmente abundantes las mezclas entre bandas fibronormales, zig-zag angulares y zonas de tridentes (fig. 15-D8).

Además de la estructura interna de la muralla también es importante el tipo de relación del tejido mural con las bases septales.

-Bases septales con contactos suturados:

- Con este tipo tenemos bases septales *clavadas* cuando la raíz aparece inmersa en el tejido de la muralla, conformando mediante dos contactos suturados, un dominio más o menos apuntado que penetra en la misma (fig. 15-D1, 3 y 5).
- Cuando el contacto neto con la muralla no llega a penetrar, tenemos septos de base plana o suavemente convexa que puede llegar a formar un ligero pedestal (fig. 15-D4). Cuando bases de este tipo están formadas por un septo mayor y un menor adosado o fusionado (septos dobles en *Saleelasma alta*) se producen bases ensanchadas que hemos denominado triangulares (fig. 15-D7).

-Bases septales sin contactos suturados:

-En algunos casos, aunque la raíz esté insertada en el tejido mural, las fases del estereoplasma septal y la muralla son perfectamente continuos. Esto es propio del tipo de septos que hemos denominado *septos continuos*, donde no hay una separación entre la secreción de ambas fases.

-Entre los septos no continuos encontramos muchas veces que la raíz septal proviene de la ondulación de la muralla externa hacia en interior (fig. 15-D2). Esta raíz septal es por tanto completamente convexa y da lugar a bases septales engrosadas o nodosas (ver *Rotiphyllum* aff. *rushmanum*, fig.). Este tipo de septos ha sido denominado "*foundation septa*" o gérmenes septales (FEDOROWSKI & SANDO, 1989) y en muchos casos se asocia con murallas onduladas externamente y con marginarios de ultra-estructura laminar (fig. 15-E).

-En algunos casos no existe contacto con la muralla externa porque ésta está especialmente reducida o incluso ausente. La zona de muralla es sustituida por un engrosamiento de las bases septales. Es lo que se denomina una septoteca. Este tipo de muralla se denomina "septotecal", en contraposición a todos los demás tipos de murallas que hemos descrito con secreción mural independiente y que son denominados "arqueotecales".

En algunos de los grupos morfológicos mayores se observa una facilidad en la producción de fenómenos de rejuvenecimiento y separación de láminas murales (es lo que denominamos estructura laminar). En los casos más persistentes, estas estructuras pueden dar lugar a disepimentos lonsdaleoides o transeptales y sólo en el caso de las formas más avanzadas (como algunos ejemplares del plexo de *Rylstonia*) llegan a aparecer disepimentos interseptales.

D-4) *Región axial.*-

Cuando se produce una estructuración especial en esta zona es porque da lugar o bien a una zona prominente o bien a una zona abierta, ya sea plana o deprimida.

La primera corresponde a una zona axial de desarrollo independiente y protuberante, que en general da lugar a diferentes tipos de columnillas. Como tal estructura, su secreción produce circunstancias peculiares. Así por ejemplo, sucede que las zonas septales individualizadas en el eje se comportan desde ese momento como una unidad, con la estructura que tuvieran, meso-estereoplásmica. De este modo el estereoplasma que se segregará a partir de ese momento de individualización, generalmente afecta a todo el conjunto de un modo periférico.

Existen casos de columnillas simples (fig. 15-F1), en el que la individualización es tan temprana que el desarrollo de la columnilla es puramente estereoplásmico. Otras veces el núcleo es ya complejo cuando se individualiza (fig. 15-F2). En ambos casos el recubrimiento periférico puede ser además simple o complicado. Dentro de los recubrimientos periféricos complejos destaca el proceso de *lobulación*, en el que el tejido remeda en cierto modo la radialidad del aparato septal (fig. 15-F3). Otro fenómeno propio de la complicación de la estructura es la aparición de diferentes tipos microestructuales escalonados que en muchos casos recuerdan a la estructura de algunas murallas externas (Lám. III, fig. E).

Los recubrimientos periféricos pueden sufrir la interferencia de elementos del tabulario que abren más o menos esporádicamente la estructura. En corales con disepimentos, son corrientes sin embargo columnillas altamente porosas y de elementos muy finos, que responden a una construcción muy rápida en la que el estereoplasma tabular, tanto basal como lateral, interfiere con el desarrollo de las láminas axiales de los septos, incorporadas en la estructura.

En las disposiciones septales fasciculares pueden observarse también casos de zonas axiales protuberantes formadas por los finales septales independizados en la parte más alta del cáliz (cálices convexos de *Convexiphyllum* ver fig. 15-F4).

Otras estructuraciones definidas en tejido fibroso son de carácter más deslocalizado,

como puede ser la disposición "desmidoide" (LAFUSTE, 1979 o SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1984) basada en fascículos fibrosos que se organizan verticalmente pero de un modo no columnar (ver discusión más arriba y también estructura de la columnilla en *Siphonodendron dutroi*, SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1984).

En contraposición a las columnillas, las zonas axiales pueden dar lugar a *aperturas* y depresiones. Cuando estas aperturas están controladas por las superficies tabulares, tenemos un desarrollo *amplexoide* (fig. 15-G2) con la desaparición de la geometría normal del aparato septal que pasa a estar a expensas del desarrollo de las tábulas.

Cuando las aperturas están controladas por la zona axial de los septos, tenemos por contra un desarrollo *aular* (fig. 15-G1). Los desarrollos aulares algunas veces son compactos, formados por tejido esquelético proveniente del estereoplasma de los finales septales fusionados. Estas regiones, que denominaremos *zonas axiales masivas*, han sido denominadas muchas veces "estereocolumnillas" (ver HUDSON, 1942A o FEDOROWSKY & SANDO, 1989) pero corresponden siempre a zonas deprimidas, nunca protuberantes en el cáliz.

E) *Jerarquía de cuarto orden: Desarrollo ontogénico.-*

En este apartado es muy importante indicar la nomenclatura septal utilizada. La notación que usaremos para nombrar los septos y su orientación está basada en la propuesta por HUDSON (1936a). Esta notación es especialmente útil para los CRSSD ya que es en este tipo de corales donde se observa con una mayor nitidez el desarrollo en cuatro cuadrantes de los Rugosos y la simetría bilateral.

En la citada notación se acepta la existencia de seis protoseptos indicados como sigue: C de *cardinal septum* o septo cardinal, CL de *cardinal lateral* o septos alares (hay dos), K, de *counter septum* o septo antípoda, KL de *counter lateral* o septos periantípodas (hay dos, a los lados del antípoda). Los metaseptos se insertan en cada uno de los cuatro cuadrantes en sentido Cardinal y son señalados como CL-1, CL-2 etc..., si son de los cuadrantes cardinales, y KL-1, KL-2, etc..., si son de los cuadrantes antípodas¹. Los septos menores no reciben una notación especial, excepto los que flanquean al antípoda, que son indicados como Km, de *counter minors* (fig. 16). Todos estos términos se simbolizan mediante la fórmula septal (ver fig. 16), en la que presupone una determinada orientación para las distribuciones septales; en nuestro caso siempre colocaremos la zona cardinal apuntando hacia abajo.

Las organizaciones descritas en los 3 órdenes de jerarquía anteriores varían durante la ontogenia siguiendo diversos tipos de desarrollo que afectan al conjunto del aparato septal. En esta Tesis hablaremos de los siguientes (fig. 16):

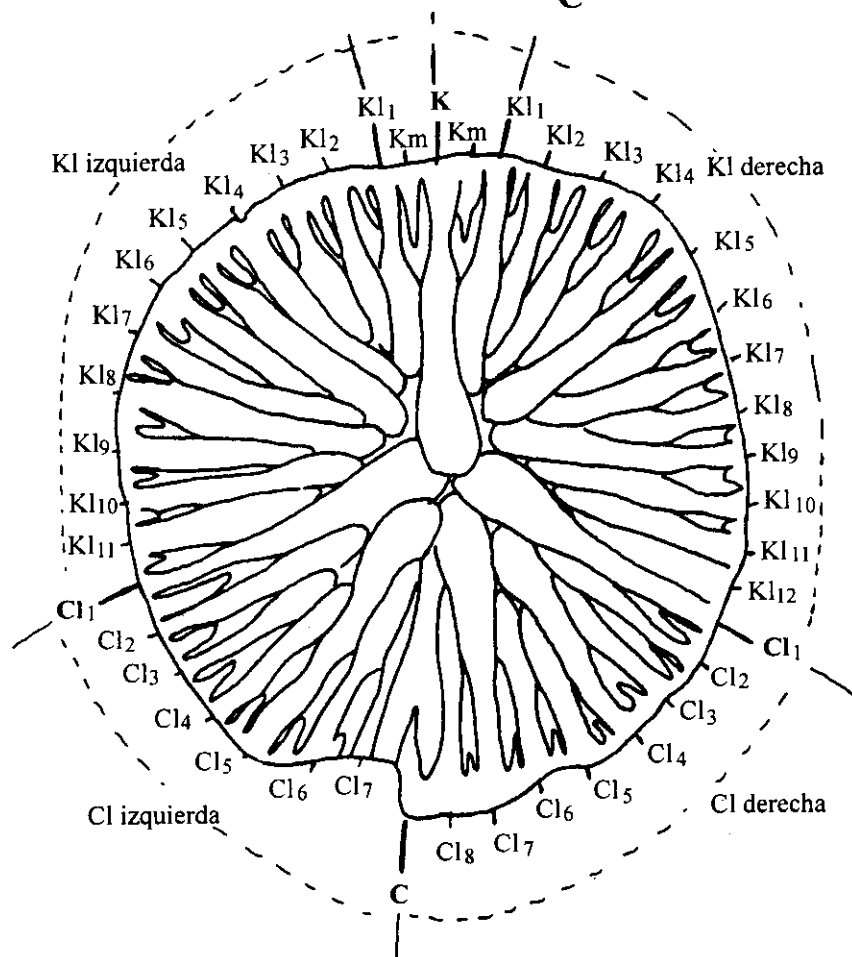
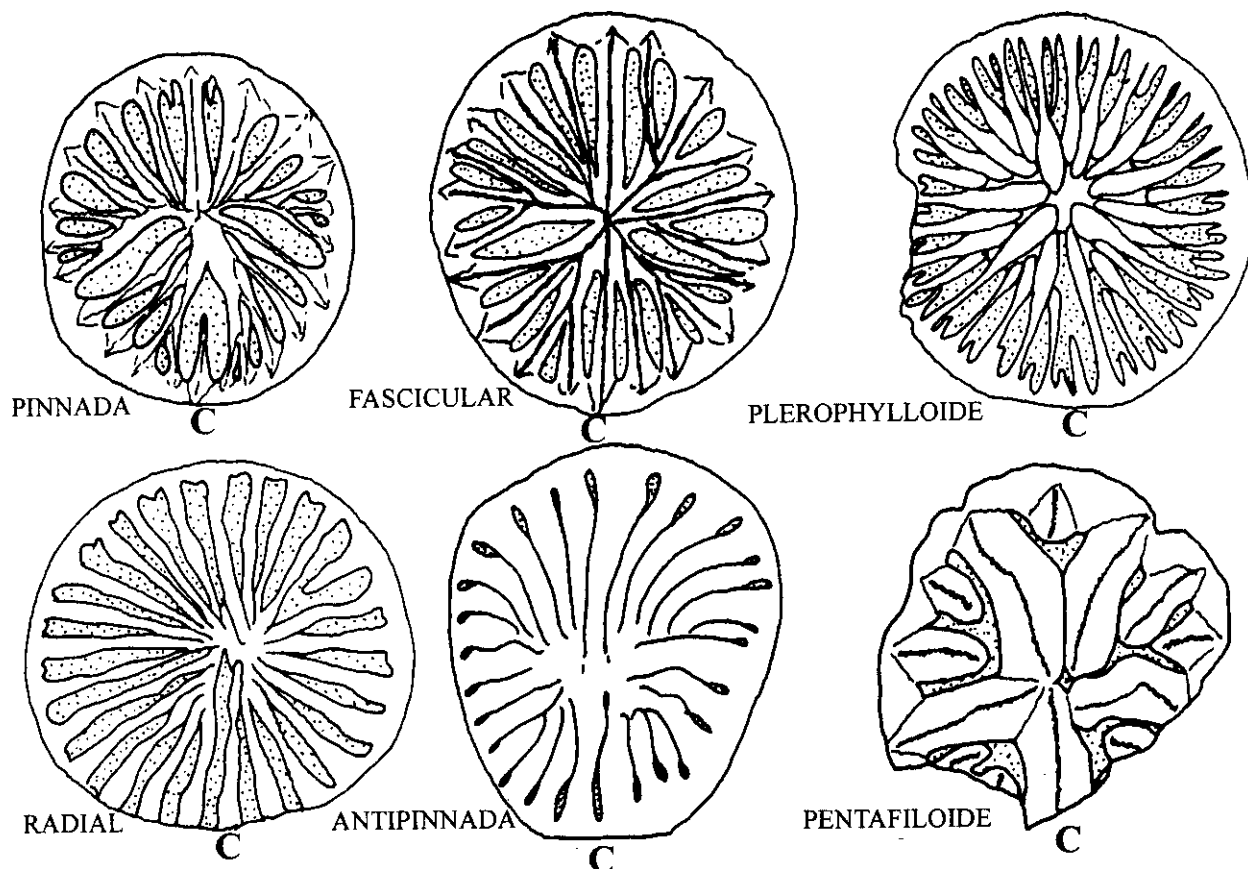
- *Desarrollo pinnado*: la inserción de cada cuadrante está suavemente escalonada, provocando el efecto de que cada nuevo elemento se apoye en el anterior, marcando una concavidad hacia el septo cardinal.

Figura 16.- Nomenclatura de cuarto orden.-

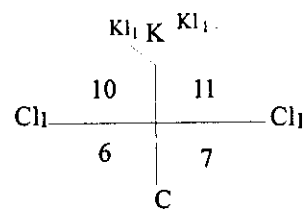
A.- Se representan los seis tipos diferentes de organización del aparato septal. A-1, pinnada, A-2 Fascicular, A-3, Plerofiloides (hemos escogido un modelo de tipo *Soschkinophyllum* pero existen otras modalidades diferentes ver texto), A-4, radial, A-5, antipinnada y A-6, pentafileide.

B.- Notación, orientación y numeración septal. Fórmula septal

¹La orientación de las secciones respecto a los citados protoseptos tal y como la figuraremos en las ilustraciones va a ser siempre con el lado cardinal en la zona inferior.



Fórmula septal:



NOTACIÓN SEPTAL

-*Desarrollo fascicular*: dentro de la inserción de cada cuadrante se produce un crecimiento más marcado de algún metasepto. Estos metaseptos más conspicuos se encuentran en el eje y dividen los cuadrantes en fascículos que hacen perder importancia al desarrollo de las fósulas alares.

-*Desarrollo plerofiloides*: bajo un desarrollo apical primeramente pinnado se produce una paulatina diferenciación de las longitudes septales, aunque a diferencia de la disposición fasciculada, dicho cambio está directamente gobernado por los metaseptos.

-*Desarrollo radial*: corresponde a una situación de desarrollo vertical equilibrado.

-*Desarrollo antipinnado*: corresponde a un desarrollo invertido respecto a la concavidad de la inserción en formas pinnadas así como una clara polarización del cáliz, o lo que es lo mismo, una orientación e inclinación calicular fijas.

-*Desarrollo pentafileides*: el desarrollo pentafileide es similar al desarrollo plerofiloides pero nunca parte de simetrías juveniles pinnadas. Por el contrario las simetrías juveniles siempre parten de regiones apicales anchas y vermiculares basadas en cinco protoseptos principales de los que sólo está ausente el septo antípoda, que sólo aparece en estadios posteriores.

Aparte de estos tipos de desarrollo, existe otro fenómeno ontogénico del que hablaremos con asiduidad. Se trata del fenómeno de *Crenulación*. Este término designa la evolución microestructural que se observa en los ejemplares que consideramos más maduros. En ella, las superficies externas de los elementos morfológicos se ondulan y en muchos casos dan lugar a la aparición de tubérculos y elementos carenales irregulares.

Microestructuralmente, lo que sucede es que muchas organizaciones, ya sean lamelares, fibrosas o intermedias, sufren un proceso intenso de compartimentación y ondulación, con el desarrollo predominante de zonas de fascículos de 2º orden separados por contactos (Lám. I, fig. M).

Capítulo VI: Taxonomía

* A) Comentario introductorio a la clasificación propuesta -

Este capítulo es la continuación natural de la clasificación propuesta en mi Tesis de Licenciatura, basada en ejemplares de los Santos de Maimona (ver RODRIGUEZ *et al.*, 1992). De dicho estudio heredé una gran cantidad de intuiciones y preguntas principalmente respecto a CRSSD. Como ya hemos expuesto en los capítulos de Introducción y objetivos y en el de Técnicas, la investigación de todas estas cuestiones pasaba por intentar métodos de análisis más completos y muchas veces claramente más dificultosos (secciones seriadas, láminas ultrafinas).

En realidad esta investigación ha ido obligándonos a prescindir de muchos conceptos previos e incluso en muchos casos a redefinir u orientar de modo diferente los posibles rasgos considerados. Cuando se comenzó la descripción aún no teníamos claro las variaciones en la terminología, los cambios conceptuales o un modelo de referencia evidente con el que poder argumentar nuestras intuiciones. En estos comienzos aún intentamos utilizar grupos familiares clásicos. La descripción todavía balbuceante de estos primeros grupos (en concreto los de *Rylstonia* y *Cyathaxonia*) sirvió para ir asentando conceptos e ir avanzando, puliendo y sistematizando el modo de describir y de presentar las observaciones en el resto de los grupos. Una tras otra las discusiones indicaban la imposibilidad de utilizar las categorías taxonómicas clásicas más allá del nivel de género excepto en un par de grupos (*Cyathaxoniidae* y *Pentaphyllidae*).

Consideramos que uno de los resultados de esta Tesis es la invalidación de los niveles taxonómicos superiores. Este resultado es negativo, pues no va acompañado de la definición de otros niveles en su lugar. Esto se debe a que la muestra estudiada aunque es suficiente para ampliar y redefinir los criterios de clasificación, no es lo suficientemente representativa para calibrar la transcendencia precisa de cada propuesta. Pensamos que de momento hay que esperar para redefinir o proponer taxones de orden mayor. En cualquier caso, en las discusiones se ha intentado analizar cada situación a fondo y desde aquí sólo queremos avisar de la razón por la que cada especie no está relacionada en los títulos, con los citados niveles taxonómicos.

Otra secuela de esta investigación es cierta heterogeneidad a la hora de exponer los grupos, hecho que se debe a que las mismas descripciones fueron aportando datos que iban transformando y ajustando el método de descripción. Una normalización de estas descripciones es en realidad la labor que debemos realizar para su publicación, pero pensamos que tratándose de una Tesis, es conveniente que presentemos los datos de este modo heterogéneo, porque en cierto modo representan todos los pasos seguidos en la investigación y una manera de recordar que la descripción no es sólo una exposición objetiva de datos si no también la posible expresión de una búsqueda metodológica que da como resultado una propuesta final, en este caso un modelo de esqueletogénesis.

CAPÍTULO V-B: GRUPO DE CYATHAXONIA.-

***1) Introducción.-**

Este género es probablemente uno de los más abundantes y más fácilmente reconocibles dentro de corales rugosos. Sin embargo este hecho no parece haber ayudado a su conocimiento en profundidad, siendo escasos los trabajos que lo estudian detalladamente. En el estado actual de los conocimientos, podemos decir que la distinción a nivel genérico es sencilla, pero a nivel de especie el estudio se torna muy complicado y confuso ya que las posibles variables morfológicas a utilizar, resultan ser en la mayoría de los casos subjetivas y con definiciones insatisfactorias.

En los afloramientos estudiados en esta Tesis, *Cyathaxonia* es abundante y la variabilidad morfológica de los ejemplares recogidos entra en la definición de dos de las primeras especies descritas dentro del género, *C. cornu* MICHELIN, 1847, y *C. rushiana*, VAUGHAN, 1906.

El estudio morfológico que proponemos, basado en la microestructura, aporta gran cantidad de datos nuevos que pueden servir de base para una definición más precisa de los rasgos considerados en el género.

Familia **CYATHAXONIIDAE** MILNE EDWARDS & HAIME, 1850

Cyathaxonia MICHELIN, 1847

- *Diagnosis propuesta*: CRSSD de pequeño tamaño, ceratoides a cilíndricos, con estereocolumnilla axial diferenciada desde estados juveniles, septo cardinal en el lado convexo en aquellas formas que son curvas y aparato septal radial, con septos menores contratingentes que en la mayoría de los casos alcanzan gran longitud. La microestructura está basada en septos y columnilla continuos, abiertos y de caracter fibroso y fibroso-lamelar. (En la presente diagnosis han sido añadidos datos microestructurales diagnósticos que aún no habían sido incluidos en diagnosis anteriores del género).
- *Distribución estratigráfica*: *Cyathaxonia* ha sido citada desde el Devónico superior hasta el Pérmico medio.

***2) *Cyathaxonia cornu* MICHELIN, 1847**

- Comentario*: Los ejemplares de Ossa Morena incluidos en *C. cornu* corresponden a formas de *Cyathaxonia* de no más de 5,5mm de diámetro máximo y 32 septos de media (de 28 a 36) que desarrollan grosores moderados en las estructuras. En general la sección es circular, y la microestructura, microfibrosa (aterciopelada), muy simple y homogénea, a excepción de una muralla externa microlamelar. Dicha microestructura soluciona la ambigüedad creada por la convergencia en tamaño y forma con algunos de los ejemplares de *C. rushiana* (que son interpretados como juveniles) y por tanto es considerada como un rasgo importante. Por supuesto esta definición no puede ser considerada de momento una diagnosis que sustituya a la original, ya que aún no conocemos las características microestructurales de los ejemplares que sirvieron para definir la especie.

***2-1) Material.-**

30 ejemplares. Sus siglas distribuidas por afloramientos, son las siguientes (en negrita los ejemplares con LU):

*Cuenca de Los Santos:

-Unidad 4 en La Alameda: LAIII/3-4 y LAI-3.

-Unidad 6 en Los Mogotes: MO4-10, MO4-11, MO4-5 y MO4-6.

*Cuenca del Guadiato:

-El Couce: **COU2-13**.

- Sierra de la Estrella: nivel 10: 10-42, 10-63 y 10-43; nivel 14: 14-21, 14-41, 14-27, 14-15, 14-14, 14-15', 14-18, 14-30, 14-38, 14-31, 14-35 y 14-9; nivel 15: 15-10' y 15-8'; nivel 18: 18?-1, 18-46, 18-44, 18-45 y **18-114''**.

- Villafranca: VL-1, VL-2 y VL-3.

***2-2) Morfología externa** (algunos ejemplares representados en la fig. 18, E-1, E-2, E-8, E-14, E-15 y E-16).-

Corales pequeños (no más de 15mm de longitud por 5,5mm de diámetro máximo), ligeramente curvos, con un cáliz de profundidad media y muralla lisa o ligeramente ondulada en el ápice (SSE/14-18, fig. 18, E-1). La mayoría aprecen englobados en la roca, menos algunos de los ejemplares de la Sierra de la Estrella de los niveles 10, 15 y 18.

Los dos ejemplares de Villafranca muestran adaptaciones al sustrato, expresadas como deformaciones en el contorno de la sección. Este tipo de estructuras están ausentes en el resto de los ejemplares.

***2-3) Morfología interna** (fig. 17-11 y fig. 20-12 a 19c; lám. II, fig. 1 a 5).-

La característica esencial de la morfología interna de los ejemplares estudiados es su sencillez estructural.

La curvatura, al no ser notable, no provoca una simetría antipinnada reseñable y no queda marcada una fósula cardinal, aunque el septo C se reduce algo antes que los demás metaseptos. La disposición es por tanto radial, aunque en las secciones juveniles o en ejemplares inmaduros (por ejemplo SSE/14-21, fig. 20-18 y Lám. II, fig. 3), se diferencian algo mejor las regiones cardinal y alar, debido a que la inserción de menores y mayores aún no está completamente igualada.

La densidad septal es baja en comparación con las secciones del mismo diámetro de *C. rushiana* completamente desarrolladas (en el conjunto de las Pilitas *C. rushiana* tiene a los 5,5 mm, 40 septos, frente a los 32 de *C. cornu*).

A excepción de SSE/18-46, con 38 septos para 4,5mm, ninguno de los ejemplares supera los 36 septos, siendo la media 32 septos por 4,5mm (ver diagramas de dispersión, fig. 22). Dado que la densidad septal se cuenta midiendo mayores más menores, cabe pensar que la diferencia en densidad septal entre unos ejemplares y otros es bastante pequeña (sólo dos septos).

Los septos menores comienzan tempranamente su inserción y ya a los 2,5-3 mm están prácticamente igualados a los septos mayores (fig. 20-16a, 17a, 18 y 19a). A partir de los 3mm, la longitud de los menores llega a su máximo, a tres cuartos de la longitud de los mayores (fig. 20-13a, 15, 14a, etc...).

El grosor septal es medio, afinándose gradualmente hacia el cáliz. En cualquier caso, siempre, aún en las zonas apicales más compactas, hay separación entre septos adyacentes (fig. 20-14a). Ello permite la formación de tábulas, que a pesar de todo son esporádicas e incompletas

(fig. 20-19b y Lám. II-1b, ejemplar COU2-13).

La columnilla axial aparece individualizada por debajo de los 2mm (sección de 1,5mm en SSE/14-21, en la que la columnilla mide 0,2mm, fig. 20-18). Su contorno se va regularizando hacia el cáliz y en la mayoría de los casos es perfectamente circular. Sin embargo, en algunos de los ejemplares de mayor tamaño se desarrolla hacia el cáliz un contorno oval incipiente (por ejemplo fig. 20-14 ó 20-17). En algún caso este desarrollo oval es patológico y el ejemplar sufre una división de la columnilla que llega a desarrollar en el cáliz dos núcleos separados (SSE/10-43, detalle en fig. 21-C). La ovalidad de la columnilla en *C. cornu* no va acompañada de un contorno que señale la fósula cardinal, como sucede en el caso de *C. rushiana*. Es por esto que decimos que es una ovalidad incipiente (ejemp. SSE/14-31, fig. 20-17).

Las tablas de datos (ver tablas al final del capítulo) y las gráficas de dispersión (fig. 22) indican un conjunto homogéneo en el que cabe destacar algún valor anómalo como el que ya hemos citado de SSE/18-46 con muchos septos o los valores también anómalos de dos de los ejemplares de Mogotes-4 (MO4-5 y MO4-6). En este segundo caso ambos ejemplares son ambiguos, quizás intermedios entre *C. cornu* y *C. rushiana* en su extremo más microfibroso.

Algo similar ocurre con algunos ejemplares del nivel 14" de la Sierra de la Estrella, que hemos interpretado como juveniles de *C. rushiana* (ver más adelante) pero que deberían ser estudiados con mayor profundidad.

Los ejemplares de Villafranca son diferentes a los descritos hasta ahora. Por un lado su tamaño es menor (2,5mm de diámetro máximo en VL-1, por 32 septos), los septos son más finos, con presencia de tubérculos y la muralla algo más gruesa. Por otro lado su sección presenta adaptaciones al sustrato, que es predominantemente algar (fig. 20-12 y Lám. II-5).

La escasez de ejemplares y el estudio aún preliminar e incompleto de este afloramiento tan alejado de los de la Sierra de la Estrella, aconsejan no separar de momento los ejemplares de Villafranca, del grupo principal de *C. cornu*, aunque claramente dichos ejemplares, si no a una especie diferente, sí pertenecen a una variedad distinta del resto. Dicha distinción quizás tenga que ver con la facies algar en la que aparecen.

***2-4) Observaciones microestructurales .-**

Al igual que la morfología, la microestructura de este grupo de ejemplares es bastante sencilla y monótona en el conjunto. Esta microestructura está basada, en estructuras de grosor moderado con una continuidad completa de fases y una naturaleza microelemental completamente microfibrosa o aterciopelada. Al contrario que veremos para *C. rushiana*, no se observan diferenciaciones de regiones de secreción meso-estereoplasma, siendo la estructura interna de los septos y la columnilla, homogéneos (ver lám.III-A).

La muralla externa, de grosor moderado, es en su zona más externa, de carácter lamelar, formada por lamelas recurvadas de pequeño tamaño que rápidamente dan paso a fibras alargadas y a las raíces septales abiertas (fig. 21-E).

El paso de muralla a septos es continuo, si bien en algunos ejemplares, cuando la muralla es algo más gruesa, este grosor suele estar formado a expensas de dichas bases septales (septoteca) y es de naturaleza microfibrosa (fig. 20-13, 14 y 17).

La microestructura septal es una continuación de la microestructura mural. En el eje septal aparecen, en cortes apicales, líneas de impurezas que marcan los fascículos de eje (Lám. II-1a). Estas líneas desaparecen hacia el cáliz ya que los fascículos se van difuminando (lám.II-1b).

Los microelementos de la zona fascicular son fibras de mesoplasma con grado medio o bajo de interpenetración. Lateralmente el paso hacia los elementos periféricos del septo es

gradual, observándose extinción ondulante, donde las fibras de mesoplasma van consiguiendo un mayor tamaño y bordes más lisos. La dirección de los elementos en los bordes no llega a ser claramente perpendicular al plano septal, menos en las zonas basal y axial, algo más gruesas, aunque sin que se llegue a observar ninguna separación meso-estereoplasma (fig. 21-A y E). En la zona calicular, el final de los septos mayores prácticamente no cubre el final de los menores, que quedan de media a 3/5 de la longitud de los primeros (fig. 21-A).

La columnilla axial, cilíndrica y completamente fibrosa, muestra una evolución microestructural hacia el cáliz, que consiste en el cambio progresivo en la orientación del surgimiento del tejido fibroso, de prácticamente vertical en el ápice (extinción total en LU) a gradualmente horizontal en el cáliz. En los cortes apicales, las columnillas pueden aparecer oscuras con luz paralela. Ello se debe a las impurezas de los ápices de los fascículos de eje que se apiñan irregularmente en dicha región (Lám. II-1 y Lám. III-A).

De este modo la columnilla sólo alcanza un aspecto típicamente fibroso radial en los cálices de aquellos ejemplares de mayor tamaño o columnillas más ovales (lám. II-4 o fig. 20-13 y fig. 21-C). Aún en estos casos la zonación de la columnilla, con la consiguiente formación de líneas de crecimiento, es bastante escasa y en general el tamaño de las fibras es pequeño (fig. 21-A). Las tábulas son finas y negras, formadas por gránulos.

2-5) *Discusión.

La especie *C. cornu* ha sido citada en un rango de edades tan amplio que resulta inevitable sospechar que el conjunto de variables morfológicas que en principio representa, es algo ambiguo y quizás de carácter primitivo.

La utilización de la microestructura para distinguir esta especie, funciona bien en los ejemplares estudiados por nosotros, separando de modo aceptable lo que es una *Cyathaxonia* de este tipo, de lo que sería una *Cyathaxonia rushiana* en toda su posible variabilidad.

Como se observa en el cuadro de la fig. 23, hemos distinguido tres campos microestructurales posibles respecto a las formas de microestructura aterciopelada que son los que están más relacionados con *C. cornu*. En nuestro conjunto casi todos los ejemplares entran en la misma zona correspondiente a grosores de las estructuras moderados. Los ejemplares de estructuras septales más finas son corrientes en otras regiones y edades y entre ellos abundan formas que desarrollan tubérculos (nuestro único caso son los ejemplares de Villafranca). Las formas microfibras más densas en nuestros afloramientos suelen estar relacionadas más con *rusiana* baja, aunque los ejemplares anómalos de *Cyathaxonia* spp. tienen una microestructura en la que es difícil decidir cuál sería su grupo de origen (ver más adelante).

Una mayor cantidad de ejemplares tuberculados provenientes del afloramiento de Villafranca, daría lugar seguramente (sobre todo si se mantuvieran las características observadas en los ejemplares descritos) a la distinción de otra especie diferente o bien una variedad producida principalmente por diferentes condiciones ambientales (la microfacies en la que crecieron los ejemplares de Villafranca, es una caliza algar probablemente bioconstruida).

***3) *Cyathaxonia rushiana* VAUGHAN, 1906**

***3-1) Introducción.-**

La mayoría de los ejemplares de *Cyathaxonia* estudiados en los Afloramientos de Ossa Morena y que nosotros incluimos en *C. rushiana*, pertenecen a una tipología claramente marcada por un mayor desarrollo en tamaño y por una microestructura mixta, lamelar-fibrosa, con la diferenciación de distintas zonas microestructurales que complican considerablemente el modelo definido para *C. cornu*.

Esta caracterización general del amplio plexo de variación que describiremos, choca con las ideas previas de un taxón puramente fibroso (CARRUTHERS, 1913, POTY, 1981).

El concepto vigente de *Cyathaxonia rushiana* (ver discusión en POTY, 1981, pg. 16-17) diferencia esta especie, de *C. cornu* en el tamaño mayor (hasta 8mm y 44 septos) y en la sección oval de la columnilla axial. Como veremos, sólo el primero de los criterios parece ser realmente válido.

La distribución de la especie se restringe al Viseense superior de Europa Occidental. Parece pues muy evidente que nuestro grupo entra perfectamente en la definición de *C. rushiana*, aunque, como expresa POTY (*opp. cit.*), sería necesario realizar un reestudio del material tipo, para establecer correctamente todos los caracteres y una diagnóstico completa.

Como decíamos, los ejemplares de Ossa Morena presentan gran variabilidad. Para expresarla vamos a dividir el conjunto en dos formas distintas, una lamelar y otra fibrosa, asociadas a afloramientos concretos y que queda plasmada en el cuadro I (fig. 23).

En la primera forma describiremos los ejemplares recogidos en Las Pilitas (unidad 6 de la cuenca de Los Santos), en los que los caracteres de *C. rushiana* alcanzan su mayor expresión (tamaño máximo y máximo desarrollo de la microestructura lamelar).

Asociados a esta forma describiremos los ejemplares de los afloramientos de Los Mogotes (unidad 6 de la cuenca de Los Santos) y los provenientes del afloramiento del Couce 2 (Cuenca del Guadiato) caracterizados por un estado microestructural intermedio.

En la segunda forma describiremos los ejemplares de la Sierra de La Estrella, en general más pequeños y fibrosos.

***3-2) Las Pilitas. Forma lamelar.-**

***3-2-1) Material (fig. 17-1 a 17-10 y Lám. II, fig. 6 a 10)**

El conjunto de 15 ejemplares recogido en las Pilitas es el más homogéneo de todos los estudiados y en RODRÍGUEZ & FALCES (1992) ya fue presentado un estudio preliminar de algunos de ellos. Dicho estudio se ha ampliado considerablemente con la realización de 45 secciones transversales (4 por ejemplar) y 7 longitudinales en lámina delgada, además de 5 LU, cubriendo así, tanto el estudio ontogénico como el microestructural. Los ejemplares son: LP1/-57, LP2/8-45, **LP2/8-47**, LP2/8-77, LP2/8-110, LP2/9-4, **LP2/9-5**, LP2/10-2, SANbb-27, SANba-31, SANba-34, SANbb-14, **SANba-32**, SANba-28 y SANba-4 (los ejemplares siglados como SAN pertenecen a la colección del Doctor J. Rinkleff y están guardados en la Universidad de Tübingen).

***3-2-2) Morfología externa (fig. 18-F1 a F7).-**

La forma externa es ceratoide aguda, con curvatura suave pero marcada y perfil homogéneo (forma de cuerno). El lado cardinal se sitúa en la zona convexa. La muralla externa es una epiteca completa, fina y ondulada en su superficie externa, siempre con mayor nitidez en la mitad inferior. Las longitudes medidas para ejemplares completos oscilan entre 22 y 26mm.

De esta longitud, los últimos 2-3mm corresponden a la zona más abierta del cáliz, cuando los septos ya han comenzado a separarse de la columnilla. En los interseptos el cáliz llega a tener una mayor profundidad (incluso hasta 5mm). La columnilla axial es protuberante y su límite superior suele igualar o superar al de la muralla externa.

***3-2-3) Morfología interna** (datos en las tablas y diagramas de dispersión, al final del capítulo, figuras: fig. 17-1 a 10, fig. 18 A y F, Lám. II, figs. 6 a 10 y Lám. III-B).-

La forma general de la sección es de tendencia oval, rasgo que se refleja en el contorno también oval de la columnilla.

La disposición septal es radial a ligeramente antipinnada. La base del cáliz es suavemente oblicua. La fósula cardinal, somera y con forma de amígdala (fig. 17-2d ó lám II-9).

Los septos menores son largos, alcanzando hasta cuatro quintos de la longitud de los mayores (a partir del intervalo de diámetro 4 - 6mm).

La retirada septal es más rápida en los cuadrantes antípodas y afecta antes a los septos menores. En los ejemplares de mayor tamaño (por ejemplo LP2/8-45, fig. 17-4), el trazado septal y los rebordes de la columnilla en la zona ya adelgazada del cáliz, se hacen sinuosos, recordándonos a los procesos de crenulación de otros taxones, aunque en este caso no haya compartimentación fascicular de la microestructura (fig. 18-5d ó lám. II-6c).

Las tábulas son escasas y por contra las estructuras septales están muy engrosadas por debajo de la base del cáliz, con un notable desarrollo de sellos interseptales (fig. 17-1a, 2c, 5c o 6a, o detalle microestructural en Lám. III-B).

Los cortes seriados realizados en los distintos ejemplares nos dan información sobre la ontogenia, aunque los ápices sean difíciles de estudiar debido principalmente a que el engrosamiento y relleno total de las cavidades interseptales en diámetros mínimos (por debajo de 2mm) hace indistinguibles o confusos los límites entre las estructuras (lám II-6a, fig 17-5a).

La columnilla no aparece con cierta individualidad hasta más allá de los 2 mm, cuando ya hay de uno a dos metaseptos en cada cuadrante y comienzan a insertarse los menores. *C. cornu* está mucho más adelantada en su crecimiento a este diámetro, tanto en número de septos como en desarrollo de los menores y diferenciación de la columnilla. Dicha columnilla no parece tener origen septal ni relación especial con el septo K.

La inserción de los mayores es muy rápida respecto al diámetro adquirido; a los 5mm de diámetro CK ya han sido insertados la mayoría de los ciclos¹ (de 38 a 42 septos en total en este diámetro) y la inserción de los septos menores ya se ha equilibrado con la de los mayores, verificándose a la par. La igualación menores-mayores debe suceder entre los dos y tres mm. de diámetro, lo que coincide con los valores de *C. cornu*. En este intervalo también comienza a desarrollarse la ovalidad de la columnilla (fig. 17-2 y 5).

A partir de los cinco mm de diámetro se ralentiza algo el ritmo de inserción respecto al aumento en el tamaño. El coral puede alcanzar excepcionalmente hasta 9,2mm de diámetro C-K y 9mm de diámetro alar (fig. 17-1a-c) y 50 septos (fig. 17-4), aunque el valor medio es de 8,2-7,5mm (CK-Alar) y 47-48 septos. Para los diagramas de dispersión referidos únicamente a los cortes caliculares hemos incluido datos de diámetro compensados que consisten en una media entre el máximo y el mínimo de la ovalidad.

La columnilla axial refleja mejor la ovalidad que el contorno externo. Esta ovalidad está

¹ Recordemos que en *Cyathaxonia*, debido al desarrollo de septos menores contratingentes comparables a los septos mayores, los ciclos en lugar de ser de cuatro septos, son de ocho, así descontando los seis protoseptos tenemos que los 38 septos equivaldrían a 4 ciclos completos. El número máximo observado, 50 septos (LP2/8-45), equivale a cinco ciclos y medio.

principalmente marcada por una línea CK, de modo que aunque los diámetros CK y alar sean similares esta línea siempre está presente, marcada por el desarrollo de fascículos de eje (fig. 18-A y lám. III-B). Los tamaños máximos de la columnilla oscilan entre 2-3mm en el diámetro CK y 1,5-2,5 en el diámetro alar.

Entre los diecisiete ejemplares no hay ninguno del que podamos decir que es un ejemplar juvenil, y por supuesto ninguno tiene un tamaño comparable al de la *C. cornu* que nunca supera los 5,5 mm. Los más pequeños, rondan los 6,5-7mm de diámetro máximo, con 44-46 septos.

A pesar de la homogeneidad del grupo, se observa cierta variabilidad en cuanto a los rasgos clásicos, como son las relaciones entre el diámetro y el número de septos, tanto del contorno externo como de la columnilla axial (ver tablas y diagramas de dispersión).

Así el número de septos varía entre 44 y 50 y la correlación entre un número mayor de los mismos respecto a un mayor diámetro no es muy alta. Así por ejemplo, corales con 48 septos varían entre 6,9 y 8,1 mm, que son los límites del intervalo de variación de diámetro (excepción hecha de LP2/8-47, con 9,1mm, que se escapa claramente de los valores medios).

Valores exageradamente grandes de la columnilla como los del ejemplar LP2/9-4 (3,3x3mm), son muchas veces debidos a un desarrollo patológico, en el que la LMC se desestabiliza y llega a deformarse (fig. 17-6 y detalle en 17-6c'). Como resultado, alrededor de la misma se forman algunos poros y la estructura del resto nunca llega a ser del todo laminar, con un desarrollo bajo de las zonas fibroides en relación a un tamaño exagerado de la estructura. La inestabilidad observada en la columnilla también se aprecia en el trazado septal que es bastante sinuoso y en la aparición de notables líneas axiales de impurezas sobre los fascículos de eje, que sin embargo están poco desarrolladas en el resto de los ejemplares (ver Lám. II, figs. 7a-b).

Figura 17.- Género *Cyathaxonia* en los Santos de Maimona.-

- *Cyathaxonia rushiana* en las Pilitas (forma lamelar):

1A-1B.- Ejemplar LP2/8-47 (obsérvese la tendencia en 1b a formar tubérculos. En 1a' un detalle sobre la microestructura (ver fig. 18-A y Lámina III, fig. B).

2A-2B.- Ejemplar LP1/7-57.

3.- Ejemplar LP2/8-77 (sec. longitudinal).

4.- Ejem. LP2/8-45.

5A-5D.- Ejem. LP2/10-2 (compárese 5A con 8A).

6A-6C'.- Ejemplar LP2/9-4. Obsérvese la columnilla de trazado patológico (detalle en 6C') y la presencia de fascículos de eje marcados por impurezas).

- *Cyathaxonia rushiana* en MO4 (grupo de formas intermedias):

7.- Ejem. MO4-2 (ver análisis microestructural de este ejemplar en la fig. 19).

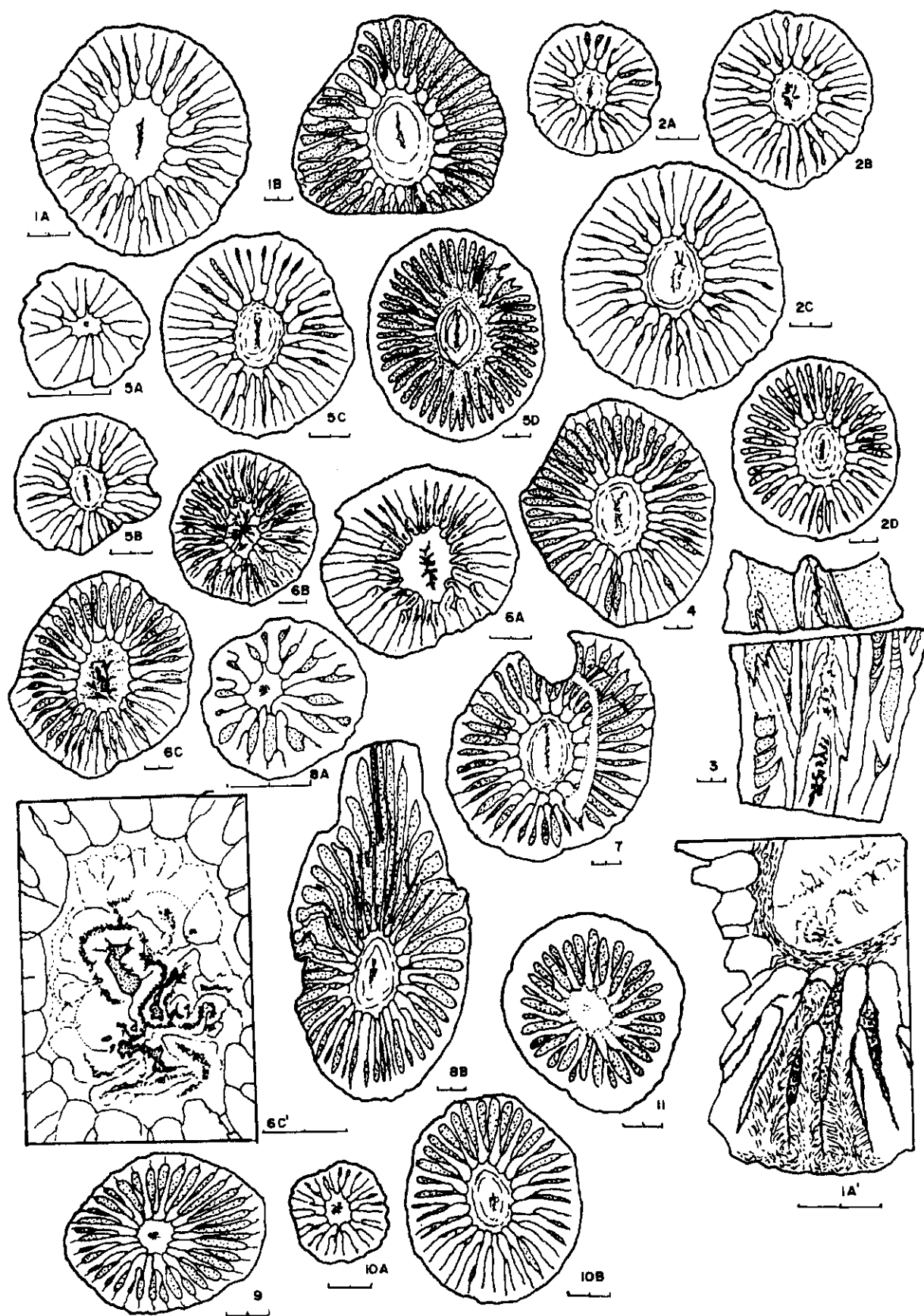
8A-8B.- Ejem. MO4-9. 8a es una secc. juvenil de diámetro similar a 5A pero ya mucho más diferenciada morfológicamente.

9.- Ejem. MO4-6.

10A-10B.- Ejem. MO4-4.

- *Cyathaxonia cornu*:

11.- Ejem. LAI-3.



***3-2-4) Observaciones microestructurales** (fig. 18-A, fig.-19 completa y Lám.III-B, C y E).-

El grupo de ejemplares de las Pilitas tiene unos caracteres microestructurales muy homogéneos, basados, como todas las *C. rushiana* de la colección, en una mezcla de elementos lamelares y fibrosos.

Podemos decir que los ejemplares de las Pilitas constituyen un caso extremo en cuanto al desarrollo de la microestructura lamelar y con ellos proponemos la tipología microestructural denominada "rushiana lamelar".

El ejemplar base para este análisis es **LP2/8-47**. Con este ejemplar realizamos un taco de resina que incluía dos cortes transversales y cuatro longitudinales. Este taco fue posteriormente preparado para realizar una LU que contuviera todas las secciones. La zona de LU más completa coge la sección transversal por debajo del cáliz y zonas parciales de los cortes longitudinales.

Secciones en el cáliz y otras comparativas han sido realizadas en ejemplares de otros afloramientos (MO4-2, fig. 17-7, Lám. II-11 y análisis microestructural en fig. 19; COU2-23, fig. 21-F y Lám. III-E; SSE/14-32, fig. 20-1, fig. 18-B,C y D y Lám. III-D). Por una evidente cuestión de comodidad, serán todas descritas en el presente apartado.

***3-2-4-1) Muralla externa.** La muralla externa está compuesta por una epiteca fina de naturaleza lamelar. Por debajo de la base del cáliz, esta epiteca se suma a los engrosamientos de las bases septales.

En la sección juvenil de LP2/8-47 la raíz septal penetra en la epiteca, sin embargo en las secciones LU en el cáliz como la de MO4-2, la epiteca es convexa y el septo no está enraizado en ella (fig. 19-A). Las lamelas de esta fina epiteca, son similares a las observadas en la columnilla axial, pequeñas y recurvadas con concavidades simples (fig. 18-A y 19-F). En corte transversal su disposición es sencilla, con lamelas paralelas a los bordes externos, no habiéndose observado en LP, casos de alternancias con capas fibrosas (epiteca compuesta) ni zonas de lamelas en zig-zag (epiteca compleja).

***3-2-4-2) Aparato septal.** Los septos son claramente continuos, a excepción de algunos casos con una diferenciación meso-estereoplasma algo más marcada.

Como decíamos para la muralla externa, la raíz del septo puede estar incluida en la epiteca o sencillamente estar ausente, partiendo el septo de zonas convexas del tejido lamelar de dicha epiteca. Aún en el caso de que se observe un enraizamiento, como en el corte juvenil de LP2/8-47, éste siempre es gradual, sin presentar en ninguno de los casos suturas.

Figura 18.- Comparación microestructural entre las formas lamelar y fibrosa de *C. rushiana* (también formas externas del género).

A.- Dibujo general de LU basado en el ejemplar LP2/8-47 de la forma lamelar antes de la base del cáliz (ver Lám. III, fig. B)

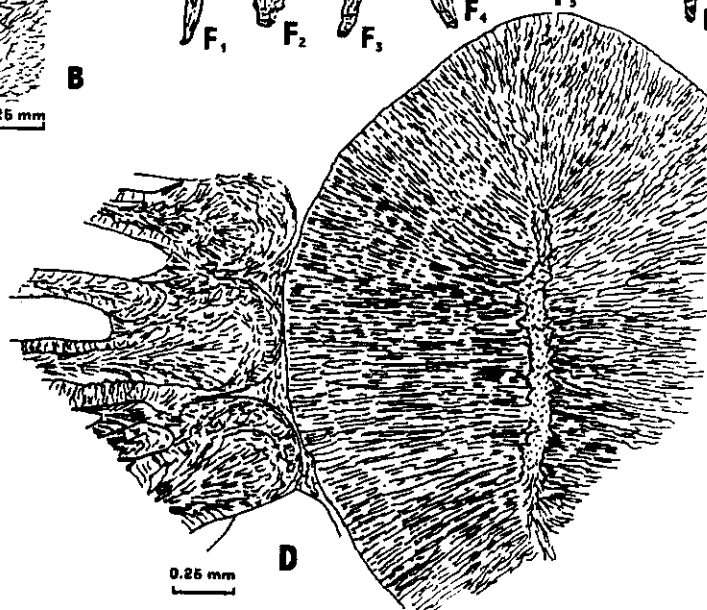
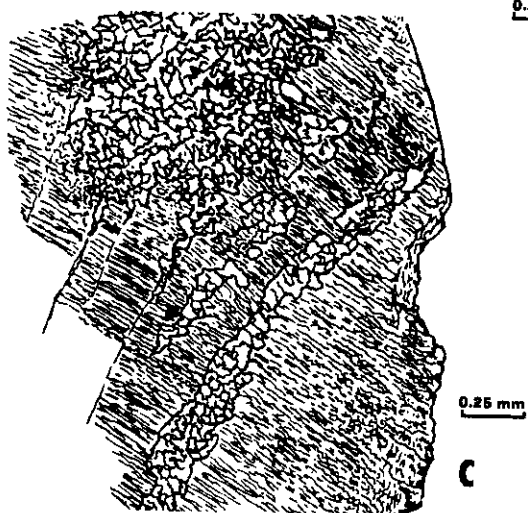
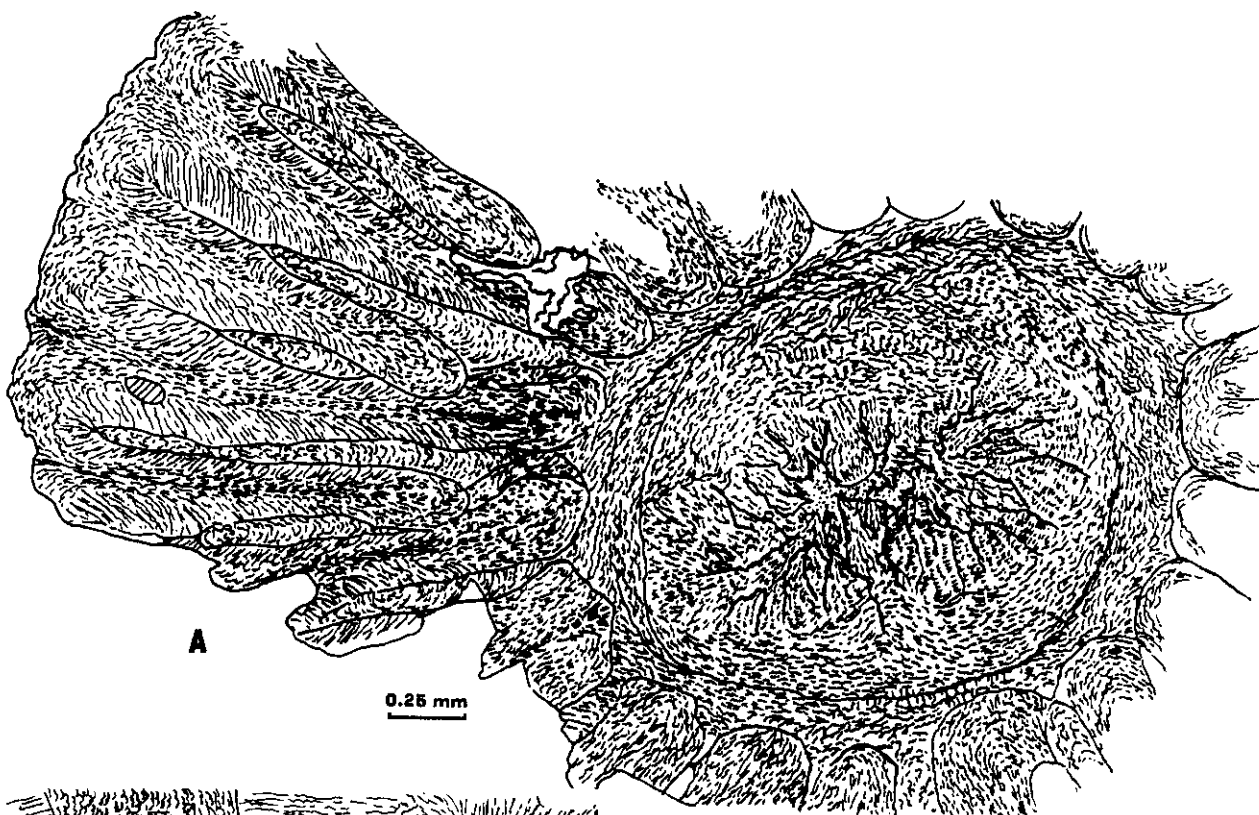
B.- Sección longitudinal en LU de la columnilla y capuchón axial del ejemplar SSE/14"-32 (forma fibrosa).

C.- Sección longitudinal en LU de la zona septal del mismo ejemplar anterior. Obsérvese la diferenciación neta entre las zonas cortadas paralelas (zonas en el eje), de aquellas cortadas perpendiculares que indican la aparición de dos fases de secreción independientes.

D.- Sección transversal en LU en la base del cáliz del mismo ejemplar anterior. Obsérvese el escaso desarrollo de la microestructura lamelar.

E1 a E 16.- Esquemas de formas externas de algunos ejemplares en la Sierra de la Estrella. Destacar el desarrollo de formas cilíndricas (E5, E6, E10 y E11, pertenecientes a *C. spp.*; E3, E4, E7, E9 y E 12, *C. rushiana* var. fibrosa y el resto pertenecientes a *C. cornu*).

F1 a F7.- Formas externas de algunos ejemplares en Las Pilitas. Obsérvese el gran desarrollo de los ejemplares, las murallas onduladas y un contorno bastante regular de su perfil ceratoide curvado.



Así pues el septo surge de manera continua desde la epiteca y en corte transversal la zona de eje es claramente fibrosa.

Los fascículos de eje están semifusionados y son prácticamente invisibles en corte transversal. En corte longitudinal se observa que su dirección es bastante horizontal.

Las fibras del eje, típicas fibras interpenetradas de mesoplasma, estrechas y discontinuas, pasan lateralmente a elementos de sección suavemente lamelar, que marcan su concavidad hacia los bordes (fig. 18-A).

Estas lamelas "suaves" similares pero más pequeñas que las que se describen en *Cania griffithoides* (ver Lám. VI, fig. A), son de pequeño tamaño (25-35 micras de long.) y bastante estrechas (7-10 micras), claramente diferentes de las lamelas típicas vistas en la columnilla o en la muralla externa.

Lateralmente estos elementos, mejor representados en las bases septales y en las secciones inferiores, dan lugar a fibras amplias, mejor desarrolladas que las fibras de eje, que se disponen en un ángulo variable en relación con el eje septal (disposición en falso diedro).

En general este ángulo es agudo en las bases septales, aunque el grosor de las estructuras parece conllevar la tendencia a que este ángulo sea de 90°, evidente en aquellos ejemplares que alcanzan una mayor diferenciación de fases, aún en zonas gruesas por debajo de la base del cáliz (ejemplar COU2-23, o SSE/14-32, fig. 18-C y D).

En cortes caliculares (MO4-2, fig. 19-A), los septos adelgazados tienen una estructura ligeramente diferente, pues las fibras de eje ocupan todo el espacio desarrollandose con más nitidez y de un modo más fascicular y discontinuo. De hecho es raro observar la fase lamelar de transición descrita con anterioridad (fig. 19-C, E y G).

Las zonas axiales de los septos son regiones peculiares por su estructura y constituyen uno de los rasgos a nuestro modo de ver, esenciales para la definición microestructural de *C. rushiana*. Dichos finales septales están engrosados, formando lo que denominamos **capuchón axial**. Este capuchón, cuya parte externa funde los finales de la pareja contratingente, consiste en un región de clara tendencia lamelar que evoluciona desde el eje fibroso y cuya geometría semicircular y dirección centrípeta de crecimiento se opone a la dirección centrífuga observada en la columnilla (fig. 18-A y D y fig. 19-A y D).

Los capuchones axiales quedan más nítidamente marcados en las secciones del cáliz donde los septos ya han comenzado a adelgazarse. Tales estructuras están suficientemente ensanchadas como para estar en contacto unas con otras, produciendo un estrangulamiento en el desarrollo centrífugo de los sellos interseptales. Es una característica típica de los capuchones axiales la formación de alternancias de lamelas y fibras gruesas o fibroides similar a la observada en la columnilla. A este respecto es muy llamativa la sensación de enfrentamiento que producen ambas organizaciones, haciéndonos pensar en dos sistemas de gradas opuestas (fig. 19-A). Los elementos en estas regiones tienen las mismas características morfométricas que en la columnilla que veremos a continuación.

Figura 19.- Esquemas microestructurales basados en la LU del ejemplar de *C. rushiana* MO4-2 en la base del cáliz.

A.- Toma general de los septos y el comienzo de la columnilla.

B.- Detalle del borde externo de la columnilla y del sello pericolumnar.

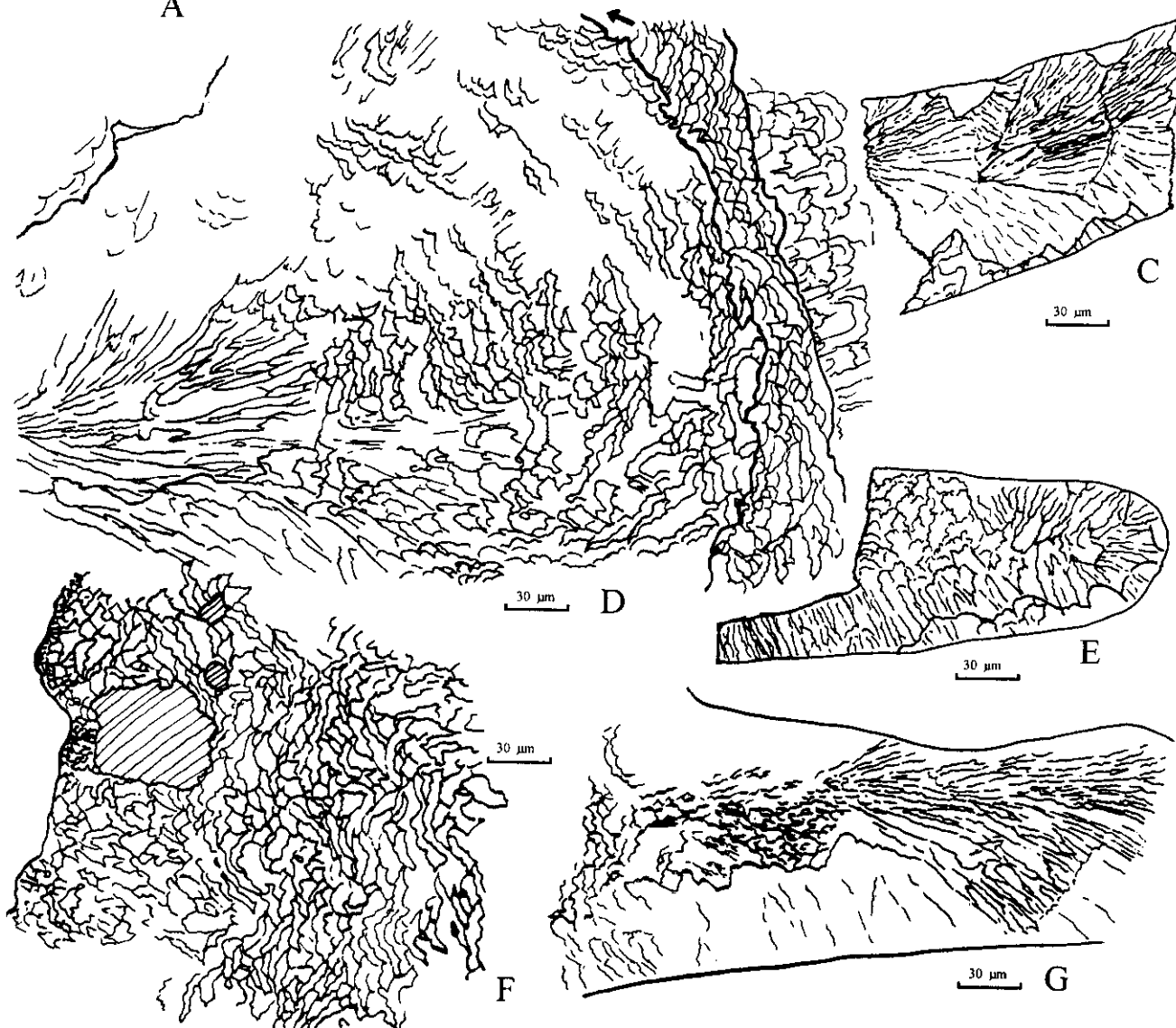
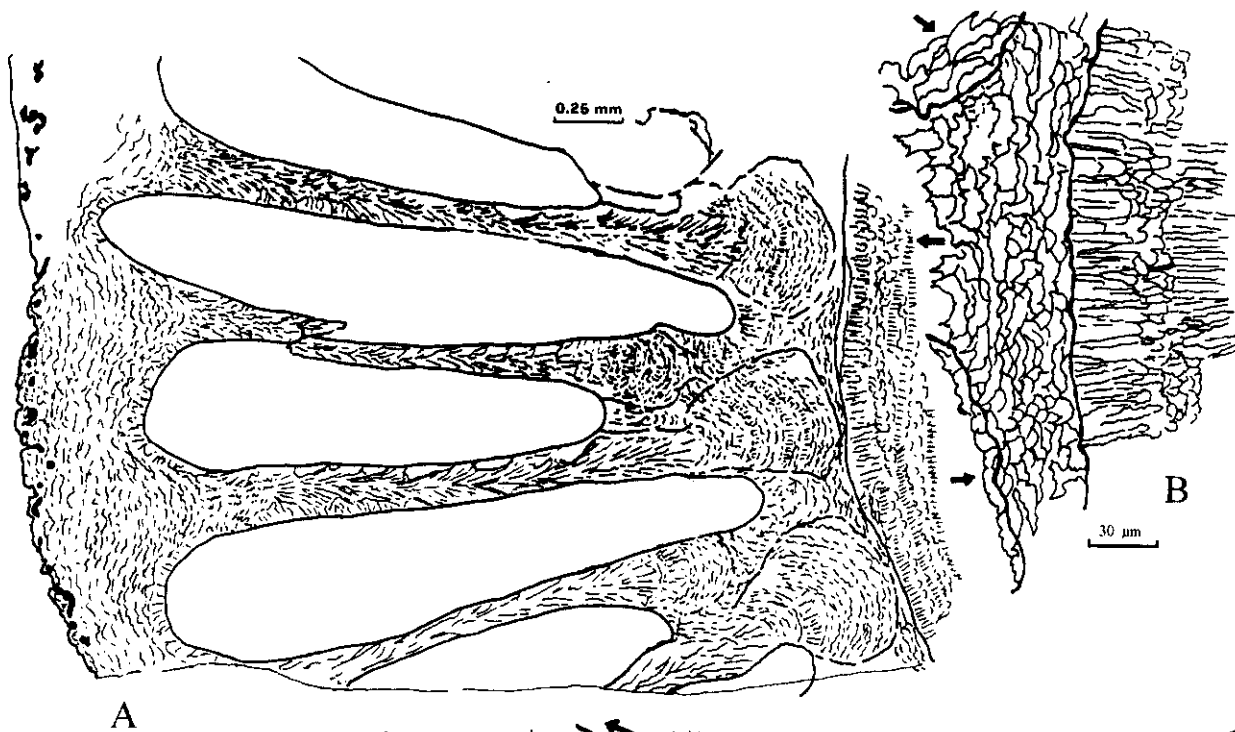
C.- Detalle de una zona septal con segregación de fases incipiente.

D.- Detalle de la estructura interna de un capuchón axial.

E.- Detalle del final septal de un septo menor libre.

F.- Detalle de la microestructura en la muralla externa y su relación con una microperforación.

G.- Detalle de la base septal, en donde observamos cómo los elementos lamelares de la muralla se disponen de forma convexa hacia el interior del coral y además la segregación aserrada de fases.



*3-2-4-3) Zona axial. Estereo-columnilla.-

La columnilla de *Cyathaxonia rushiana* aparece más tardíamente que en el caso de *C. cornu* (por encima de los 2 mm) y es de tendencia oval. Esta ovalidad está principalmente reflejada en la posesión de una zona de eje, con dirección C-K.

Dicho eje consiste en una lámina media clara (LMC) formada por fascículos de eje de crecimiento vertical, algunas veces remarcados por líneas de impurezas (en LP2/8-47, fig. 17-1, esta característica está poco marcada, aunque en ejemplares como LP2/9-4, Lám. II-7, o LP2/8-45, Lám. II-9, las impurezas se visualizan con mayor nitidez). Los fascículos surgen fuertemente empaquetados y en detalle, las orientaciones son ligeramente divergentes.

Alrededor de la LMC y en continuidad con ella, se constituye un núcleo fibroso que en LP2/8-47 se organiza en lóbulos poco marcados (lám. III-B). Los elementos de estos lóbulos, a pesar de su pequeño tamaño, típicamente microfibrroso, presentan secciones tridentes alargadas. Los lóbulos no son regulares y verticalmente tienden a homogeneizarse, tal y como se aprecia en el corte transversal calicular de COU2-9 (lám. III-C).

Recubriendo el núcleo aparece, en este corte "juvenil" de LP2/8-47, una amplia zona lamelar. En los extremos C-K de la LMC, dicha capa es más delgada y de estructura simple, con los elementos paralelos al borde externo.

En las zonas laterales, las lamelas surgen condicionadas por el relieve de los lóbulos, marcándose así regiones con zig-zag en las partes más internas. Estas zonas más irregulares se van amortiguando hacia la periferia de modo que en la parte más externa la estructura continúa aquella de los extremos C-K. A este nivel, con 5,7mm de diámetro, 1,9mm en la columnilla y 40 septos, aún no ha aparecido ninguna lámina concéntrica de elementos fibroides.

El tamaño de los elementos lamelares es medio (30-40 micras por 10-12 micras) y su contorno es recurvado con concavidades simples. Los elementos microfibrosos de los lóbulos son más estrechos y largos (50 micras de long y 10 de anchura). Los fascículos de eje son difícilmente medibles, debido a que están parcialmente fundidos unos con otros.

La evolución de este estado lamelar hacia el cáliz puede ser deducido mediante la sección calicular y la sección longitudinal a la columnilla (para la comparación puede tomarse como ejemplo la fig. C de la lám. III, y la toma general del corte longitudinal de LP2/8-77, fig. 17-8, ya que no tenemos figura de los cortes que describiremos en LP2/8-47).

En la sección del cáliz, al contrario que en la juvenil, se observa una estructura axial con numerosas láminas concéntricas de fibroides que alternan con bandas lamelares más gruesas (del tipo dibujado en la fig. 21-F). En la sección longitudinal se observan dichas capas fibroides y su relación con las lamelas. Esta relación es de oblicuidad: Las lamelas guardan, en muchas bandas, un pequeño ángulo abierto hacia el eje, respecto a los fibroides que surgen de ellas.

El tejido en las bandas fibroides parece crecer a la par, de un modo prácticamente sincrónico y por tanto la dirección de toda la banda es ortogonal. En el caso de las zonas lamelares el tejido no surge sincrónicamente sino que se apila verticalmente según un pequeño ángulo.

En varios puntos se observa cómo las láminas de fibroides o de lamelas coalescen o por el contrario desaparecen, indicándonos que en detalle este bandeado presenta gran discontinuidad (ver algo similar en la fig. 21-F). La región de la columnilla donde la coalescencia de las capas fibrosas es más acusada coincide con el eje C-K, quizás teniendo que ver con que la orientación del tejido y la tasa de crecimiento en esta región más estrecha y aguda (columnilla oval), debió ser diferente a la del resto.

En cualquier caso en las Pilitas observamos que la proporción de zonas lamelares es bastante mayor y que las capas de fibroides, más o menos numerosas, siempre son finas. De

hecho en este conjunto no hablamos de capas lamelares y fibrosas si no de capas fibrosas y "zonas" lamelares, queriendo significar que éstas últimas, tanto en orientación de los elementos como en grosor y organización interna, son claramente más complejas que una simple lámina.

A pesar de lo dicho, se observa en algunos ejemplares de más pequeño tamaño (SANba-34, LP2/9-5), un desarrollo menor de las capas lamelares, en favor de las fibrosas que aparecen más pronto, y tienden a coalescer hacia el cáliz en todo el perímetro de la columnilla.

Esta tendencia junto al menor desarrollo lamelar de los capuchones axiales, definen las otras dos tipologías de *C. rushiana*, a saber, "rushiana fibro-lamelar" y "rushiana fibrosa" (ver fig. 23), de modo que una progresiva pérdida de tejido lamelar en ambas zonas, siempre más rápida y marcada en la columnilla, así como la transformación del sello pericolumnar, indicarían el movimiento hacia el extremo opuesto de la variación, es decir en el lado de rushiana fibrosa.

*3-2-4-4) Sellos pericolumnares e interseptales -

Entre las regiones mayores como septos y columnilla no existen huecos, a excepción de las zonas de cáliz. Los contactos sin embargo entre tales estructuras no son directos, existiendo entre ellos una fase lamelar que al igual que en los otros taxones, venimos denominando sello. Estas regiones contradicen el concepto clásico de "septos fundidos con la columnilla" y similares (ver POTY, 1981) indicándonos que la zonación esquelética es más compleja y rica en detalles.

Alrededor de la columnilla aparece una fase lamelar que puede mostrar cierto tipo de ordenación y cuyo sentido de desarrollo es centrífugo, al igual que la primera. A este sello le denominaremos *pericolumnar*. Dicha ordenación viene marcada por el eje C-K, de modo que las lamelas en corte transversal (sección juvenil de LP2/8-47, fig. 18-A) se disponen oblicuamente al borde de la columnilla, divergiendo desde el septo antípoda, a ambos lados del plano CK, hasta encontrarse en la zona cardinal.

En cortes donde aparece la fósula cardinal se intuye que las lamelas del sello pericolumnar penetran y revisten parcialmente el hueco cardinal formado.

Los elementos lamelares son diferentes a las lamelas de otras zonas esqueléticas como columnilla, septos o epiteca. Tales lamelas aunque poco ondulosas, son claramente más largas (hasta 80 micras) para un grosor similar (fig. 19-B).

En la variedad lamelar, los sellos interseptales, que aparecen tanto dentro como fuera de la pareja septal contratingente, son también de naturaleza lamelar y su sentido de crecimiento en corte transversal es centrífugo, excepto en la parte más cercana a la muralla externa, en la que existe una zona de *sumidero*, con elementos en todas las direcciones del semicírculo (fig. 18-A). En la variedad fibrosa dichos sellos están menos desarrollados y además son de naturaleza fibrosa (ejemplar SSE/14-32, Lám. III-D).

Los contactos laterales con las fases septales adyacentes son suturados y complejos, aunque en los sumideros existen muchas veces pasos graduales desde las fibras septales periféricas, dando paso a las lamelas del intersepto (lám. III-B).

Los elementos lamelares son del mismo tipo que los observados en el sello pericolumnar, lamelas largas y poco sinuosas. La continuidad entre ambas regiones se ve interrumpida por el desarrollo de los capuchones axiales de los septos, menos en el caso del intersepto cardinal. A pesar de ello no parece existir ningún problema para considerarlo como una misma región de secreción de tercer orden (equiparable a meso y estreoplasma). Dicha región sería también la responsable de la formación de las escasas e incompletas tábulas que aparecen algunas veces hacia el cáliz de los ejemplares.

En corte longitudinal la organización de los elementos lamelares en los interseptos es heterogénea, predominando la oblicuidad, con la consiguiente formación de paquetes con

diferentes direcciones que en conjunto son difíciles de reconstruir, pero que indican que el relleno de la cavidad no tenía un orden determinado excepto el de ser excéntrico e inclinado hacia la periferia.

*3-2-4-5) ~~Variabilidad microestructural~~- La variabilidad en cuanto a la tipología microestructural es escasa. Se reduce por un lado, a una mayor o menor cantidad de láminas de fibroides en la columnilla y su coalescencia en el cáliz y por otro a la diferenciación meso-estereoplasma incipiente, que en el caso de estar desarrollada hace disminuir la zona de lamelas suaves.

En los estados definidos, los ejemplares de las Pilitas no bajan del límite de "rushiana lamelar", siendo los casos más fibrosos, ejemplares como SANbb-32 ó LP2/9-5, quizás algo más pequeños que la media.

Además, la aparición de líneas de impurezas es también escasa, siendo ligeramente más marcada en aquellos ejemplares de mayor tamaño, como LP2/8-35 ó LP2/9-4. Así mismo la diferenciación septal con dominios externos discordantes, o "conos", es nula o baja en el 66% de los casos llegando a estar medianamente presente en el resto (5 ejemplares).

*3-3) *Formas asociadas a Las Pilitas. Los Mogotes y el Couce.*-

Los ejemplares de ambos afloramientos tienen algunos ejemplares que entrarían fácilmente en el primer grupo, sin embargo el conjunto muestra una gran heterogeneidad allí donde los ejemplares de las Pilitas eran completamente homogéneos. La heterogeneidad es continua, de modo que los ejemplares no pueden ser separados en grupos concretos, ni tampoco se les puede sacar de la especie.

*3-3-1) ~~LOS MOGOTES 4~~-

En los niveles Olistolíticos conocidos como los Mogotes una de las muestras recogidas dió una buena densidad de *Cyathaxonia* (once ejemplares en la misma pieza de roca junto a un ejemplar de *Ufimia bradbournese* y otro de *Rotiphyllum rushianum*). En el resto de los niveles de esta localidad no han sido hallados otros representantes del género.

Por tamaños, los ejemplares son los siguientes: MO4-8, MO4-4, MO4-3, MO4-9, MO4-7, MO4-1 y **MO4-2** (ver tablas al final del capítulo).

De los ejemplares pequeños, MO4-4 (fig. 17-10) y MO4-8, tienen variables numéricas intermedias entre *C. cornu* y *C. rushiana*, con un menor desarrollo de la ovalidad en la columnilla. Ambos son interpretados como formas juveniles de *C. rushiana*, por una densidad septal algo mayor (para 4-4,5 mm de diámetro *C. cornu* tiene 32-36 septos, mientras que ejemplares como éstos tienen 36-40 septos) y su microestructura lamelar, en la que se observa el comienzo de una diferenciación.

A pesar de todo, ejemplares maduros como MO4-9 (fig. 17-8) o MO4-1, muestran un menor desarrollo de la microestructura lamelar y la ovalidad de la columnilla, así como secciones juveniles de diámetro equivalente pero más diferenciadas que en Las Pilitas (carácter típico de *C. cornu*), indicándonos que en este afloramiento los ejemplares parecen mostrar al menos en parte un carácter microestructural intermedio, que parece gradual hacia ejemplares como MO4-5 y 6 (fig. 17-9), más microfibrosos.

La variabilidad y no sólo la ontogenia, pueden ser las responsables de ejemplares como los citados. Así parece demostrarlo MO4-2 (fig. 17-7) con sólo 40 septos para 8,5 mm y un gran desarrollo lamelar (ver esquemas de la fig. 19). Este ejemplar debería tener como mínimo 44 septos para ser coherente con el grupo de las Pilitas, con el que coincide en todas las demás

variables.

Así, para expresarlo, hemos construido el cuadro de la fig. 23, en el que disponemos los diferentes ejemplares representados por algunos de sus cortes, en un campo cualitativo definido por los extremos rushiana lamelar (alta), claramente marcado por el grupo de las Pilitas, y rushiana fibrosa (baja), cuyos ejemplares más típicos hallamos en el nivel 14" de la Sierra de la Estrella, y que se caracterizan por la casi completa fibrización de la columnilla, así como la disminución de los sellos pericolumnar e interseptal.

En este gráfico podemos observar que el mayor número de ejemplares han sido situados entre los campos de rushiana media y rushiana alta, siendo el caso más claro de la segunda tipología, el ejemplar MO4-2. Esto implica que si bien el tejido lamelar está presente, parece en general peor desarrollado que en LP.

En los casos con más de un corte hemos indicado la tendencia desde cortes inferiores hacia el cáliz.

Como se ve en este caso no hay un solo patrón, habiendo cuatro ejemplares con tendencia a un mayor desarrollo fibroso hacia el cáliz y tres con un desarrollo más lamelar en la misma dirección. Estos cambios no parecen estar relacionados con los tamaños relativos de los ejemplares.

*3-3-2) EL COUCE.-

En el Couce fueron hallados 10 ejemplares *in situ* (la cercanía en el estrato era similar a la que observábamos en MO4), que suponen el 25% del total de CRSSD en dicho afloramiento. Los 10 ejemplares por orden de tamaños crecientes son: COU2-29, COU2-6, COU2-16, COU2-19, COU2-22, COU2-12, COU2-3, COU2-35, COU2-9 y COU2-23.

En estos ejemplares se repite en cierto modo la distribución que veíamos en Mogotes 4, aunque quizás COU2 está más cerca del grupo de Las Pilitas en cuanto a la cantidad de ejemplares de gran desarrollo. Así, aparecen especímenes pequeños y fibrosos, escasamente diferenciados (COU2-6 con 5mm por 36 septos), otros intermedios (COU2-22, con 6,5mm por 42 septos) y ejemplares grandes y más lamelares (COU2-23 con 8,1 mm por 48 septos).

La tipología microestructural (cuadro de la fig. 23) también es similar, aunque la tendencia a rushiana baja es menos marcada, quizás debido a una mayor cantidad de ejemplares grandes.

Las columnillas de los ejemplares del Couce, son más grandes y menos ovales (en COU2-9 la ovalidad es cero, ver lám. III, fig. C) que en el caso de las columnillas de los dos afloramientos precedentes, quizás debido a un desarrollo menos curvo de crecimiento.

Esta diferencia se considera, tanto en COU2 como en MO4, de menor importancia, quizás regida por las pequeñas diferencias en las condiciones de crecimiento en ambos afloramientos, a pesar de que la citada ovalidad sea una de las características diagnósticas de la especie respecto a la sección circular en *C. cornu*.

Los ejemplares de ambos afloramientos, como MO4-4, ó COU2-6, de un diámetro similar a *C. cornu* tienen una densidad septal de valores algo ambiguos, aunque siempre altos para la media de *C. cornu*. Estos ejemplares intermedios son considerados juveniles de *C. rushiana* debido al comienzo de la diferenciación de las zonas de secreción lamelar en el interior de la columnilla y los capuchones axiales incipientes, así como a la ausencia de verdadera microestructura microfibrosa, típica de *C. cornu*.

***B-3-4) Sierra de La Estrella. Variedad fibrosa.-**

Los 34 ejemplares estudiados son: 10-37, 10-42", 10-31, 10-40, 14-34, 14-22, 14-48, 14-37, 14-27, 14-8, 14-4, 14-24, 14-25, 14-1, 14-17, 14-33, 14-23, 14-7, 14-26, 14-16, 14-28, 14-10, 14-39, 14-29, 14-36, 14-13, **14-32**, 15-6, 15-7, 18-41, 18-43, 18'-2 y 24-2.

La mayoría de los ejemplares (2/3 del total), como se ve en el listado, provienen del nivel 14. En realidad dicha cantidad de ejemplares fueron encontrados en la continuación lateral de dicho nivel, aquel que hemos descrito como 14" (recordemos que 14' era un nivel oolítico en el que no aparece ningún ejemplar de *Cyathaxonia*) y que consiste en una encrinita con una alta concentración de CRSSD (principalmente *Rotiphyllum* además de *Cyathaxonia*). El resto de los ejemplares (la tercera parte) son rodados y provienen del resto de los niveles del citado afloramiento (algunas formas externas en la fig. 18, letra E, números 3, 4, 7, 9, 12 y 13).

Los diámetros máximos, en una muestra netamente más numerosa que las anteriores, no superan en ningún caso los 8mm siendo únicamente seis los que llegan a 7-7,5mm y sólo uno a 7,8mm (ver tablas al final del capítulo y diagramas de dispersión en la fig. 22).

Figura 20.- *Cyathaxonia* en los afloramientos de la zona de Guadiato.

-*Cyathaxonia rushiana* en COU2 (forma intermedia):

4A y 4B.- ejemplar COU2-9 (ver detalle en la Lám. III, fig. C).

-*Cyathaxonia rushiana* en Sierra de la Estrella (forma fibrosa):

1A-1B.- Ejemplar SSE/14"32 (en 1B aparece también una sección de un coral de tipo "amplexocarinia"). Para detalle microestructural ver Lám. III, fig. E y fig. 18B, C y D).

2.- ejem. SSE/14"-23 (obsérvese el crecimiento patológico).

3A-3C.- Ejem. SSE/14"-33.

5.- Ejemplar 10-37, obsérvese el desarrollo de tubérculos (detalle en la fig. 21-D).

6.- Ejem. SSE/14-7.

-*Cyathaxonia* spp. (Sierra de la Estrella):

7A-7B.- Ejem. SSE/18-43, forma cilíndrica (fig. 18-E6). Separación meso-estereoplasma casi vermicular y la muralla septotecal con bandas fibrosas y lamelares alternadas.

Fig. 8.- Ejemplar SSE/10-38 (fig. 18-E11), obsérvese la columnilla lobulada y los Sm poco desarrollados. La muralla externa está formada por elementos lamelares de mayor tamaño que el normal.

Fig. 9.- Ejem. SSE/18-40 (fig. 18-E4), forma cilíndrica con muralla septotecal en bandas. El número septal es muy bajo (ver detalle en la fig 21-B).

Fig. 10.- Ejemp. SSE/18-41 (fig. 18-E5 en formas externas), forma cilíndrica con muralla bandeada.

Fig. 11A y 11B.- ejem. SSE/10-39 (fig. 18-E10 en formas externas), con escaso desarrollo de los Sm y fuerte separación de fases.

-*Cyathaxonia cornu* (zona de Guadiato):

Fig. 12.- ejem. VLF-3 (Villafranca). Obsérvese los septos tuberculados y el recubrimiento algar.

Fig. 13A-13B.- ejem. SSE/18-45, ejemplar anómalo por su gran tamaño para la especie.

Fig. 14A-14B.- SSE/10-43 (columnilla oval)

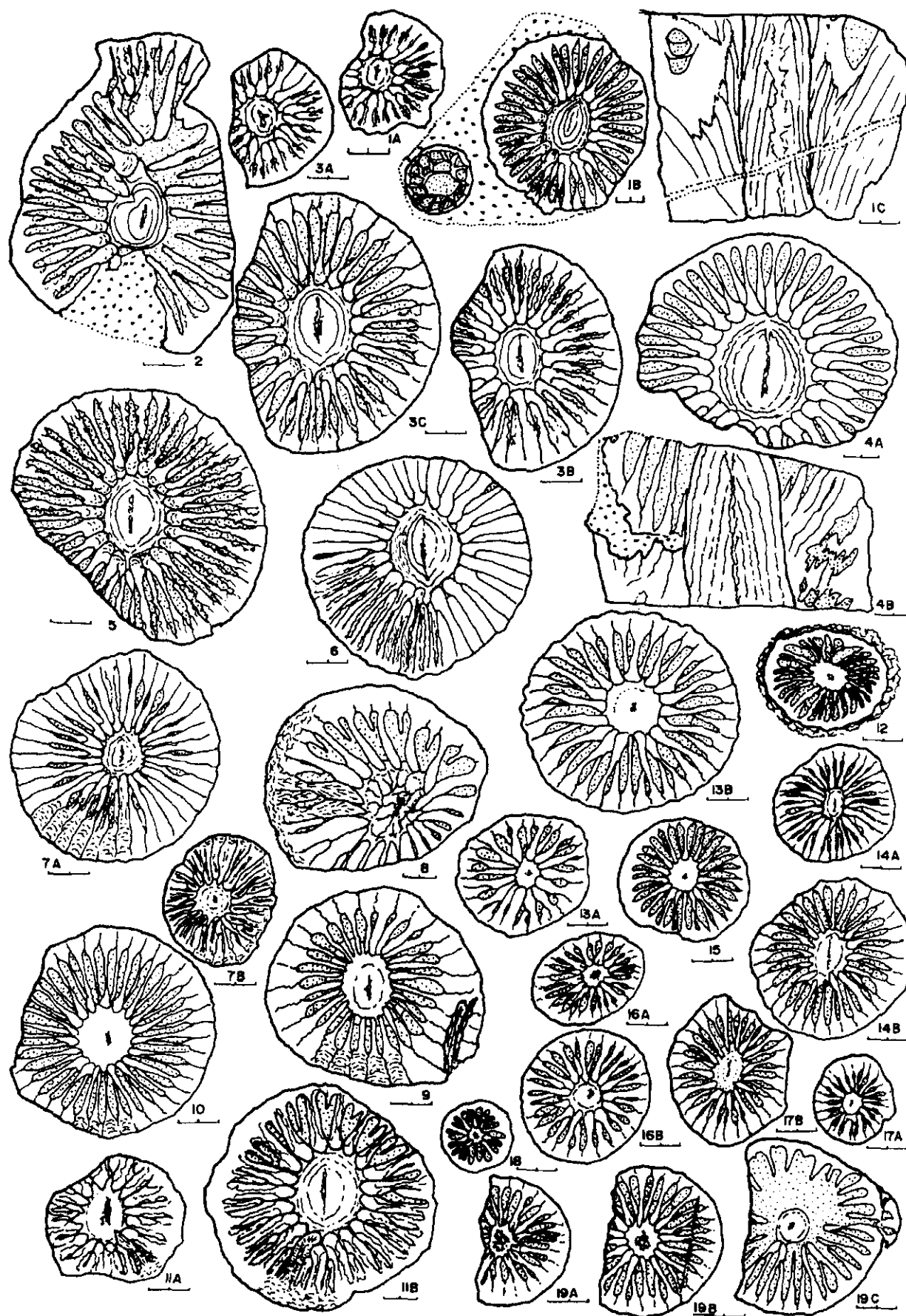
Fig. 15.- SSE/15-10.

Fig. 16A-B.- ejem. SSE/14"-8.

Fig. 17A-B.- ejem. SSE/14-31 (ver detalle de columnilla patológica en la fig. 21-D).

Fig. 18.- SSE/14"-21, forma de muy pequeño tamaño.

Fig. 19A-C.- Ejem. COU2-13, ver detalle de la microestructura microfibrrosa en la fig. 21-A, E y G, y en la lám. III, fig. A.



El nº máximo de septos (44) se correlaciona con un tamaño menor y, aunque entra en la variabilidad del conjunto anterior, queda en su extremo inferior, sin que el solapamiento sea muy evidente (fig. 22). Las columnillas tienen un tamaño moderado y en algunos ejemplares hay clara pérdida de ovalidad (10-42") que parece relacionarse con los ejemplares cilíndricos de *Cyathaxonia* spp que describiremos en el nivel 18.

Según todos los datos que hemos dado hasta ahora, es de suponer que las formas inmaduras sean aún más difícilmente separables de *C. cornu* que en los casos anteriores. La única manera de salvar la ambigüedad es, una vez más, observar el carácter aterciopelado de los septos y columnilla de *C. cornu*, la diferenciación de fases meso/estereoplasma observable en los ejemplares pertenecientes a *C. rushiana*, ó las zonas lamelares incipientes que puedan ser observadas en columnilla y finales septales.

Los ejemplares 10-37, 15-6 y 15-7 desarrollan tubérculos con mayor (10-37) o menor (15-6) intensidad en los cortes caliculares, aunque ésta sea la única diferencia respecto a los demás ejemplares (fig. 20-5 y 21-C). De hecho este es el rasgo en el que más se parecen entre ellos ya que en todos los demás rasgos son más parecidos a otros ejemplares del grupo.

Estructuras similares ya las observábamos en LP2/10-2 del grupo 1ª. Según estas observaciones los tubérculos en nuestras formas, no parecen indicar una diferencia de importancia en las asociaciones.

Los casos más "lamelares" como SSE/14-7 (fig. 20-6), siempre parten de un estado juvenil más fibroso, y en el mejor de los casos no superan el estado de *rushiana* fibro-lamelar y un diámetro no superior a 7mm (ver cuadro de la fig. 23).

Para caracterizar las diferencias respecto a la forma lamelar de Las Pilitas, expondremos a continuación los rasgos microestructurales basados principalmente en el ejemplar SSE/14-32 (fig. 20-1, lám. II-12 y lám. III, C-D) en el que se realizaron LU y también en el ejemplar casi idéntico SSE/14"-33 (ver fig. 20-3 y lám. II-13). Ambos ejemplares han sido escogidos como referencia, ya que son los más maduros del conjunto.

En ambos casos podemos ver cómo se desarrollan perfectamente los caracteres del grupo como son el tamaño general, la ovalidad de la columnilla y el desarrollo de capuchones axiales y sellos, de modo que si no contempláramos las diferencias microestructurales de orden menor, no podríamos separar este espécimen del intervalo de variabilidad descrito para Las Pilitas.

Tales diferencias son las siguientes:

a)- La columnilla axial es completamente fibrosa, únicamente observándose a nivel muy detallado de la LU en la base del cáliz, pequeñas interrupciones con alguna tendencia lamelar incipiente. Las fibras son bastante largas y finas, desarrollo propio de los elementos del núcleo columnar microfibroso. No se observan fibroides o elementos tridentes. No existe ningún corte inferior con una mayor participación lamelar. La organización del tejido fibroso es homogénea, aparentemente sin formación de lóbulos (tercer orden) ni fascículos (segundo orden).

Figura 21.- Microestructura en *Cyathaxonia*.-

Fig. A.- Dibujo basado en LU de COU2-13 (ver Lám. III, fig. A), típico aspecto totalmente continuo de la microestructura microfibrosa o aterciopelada

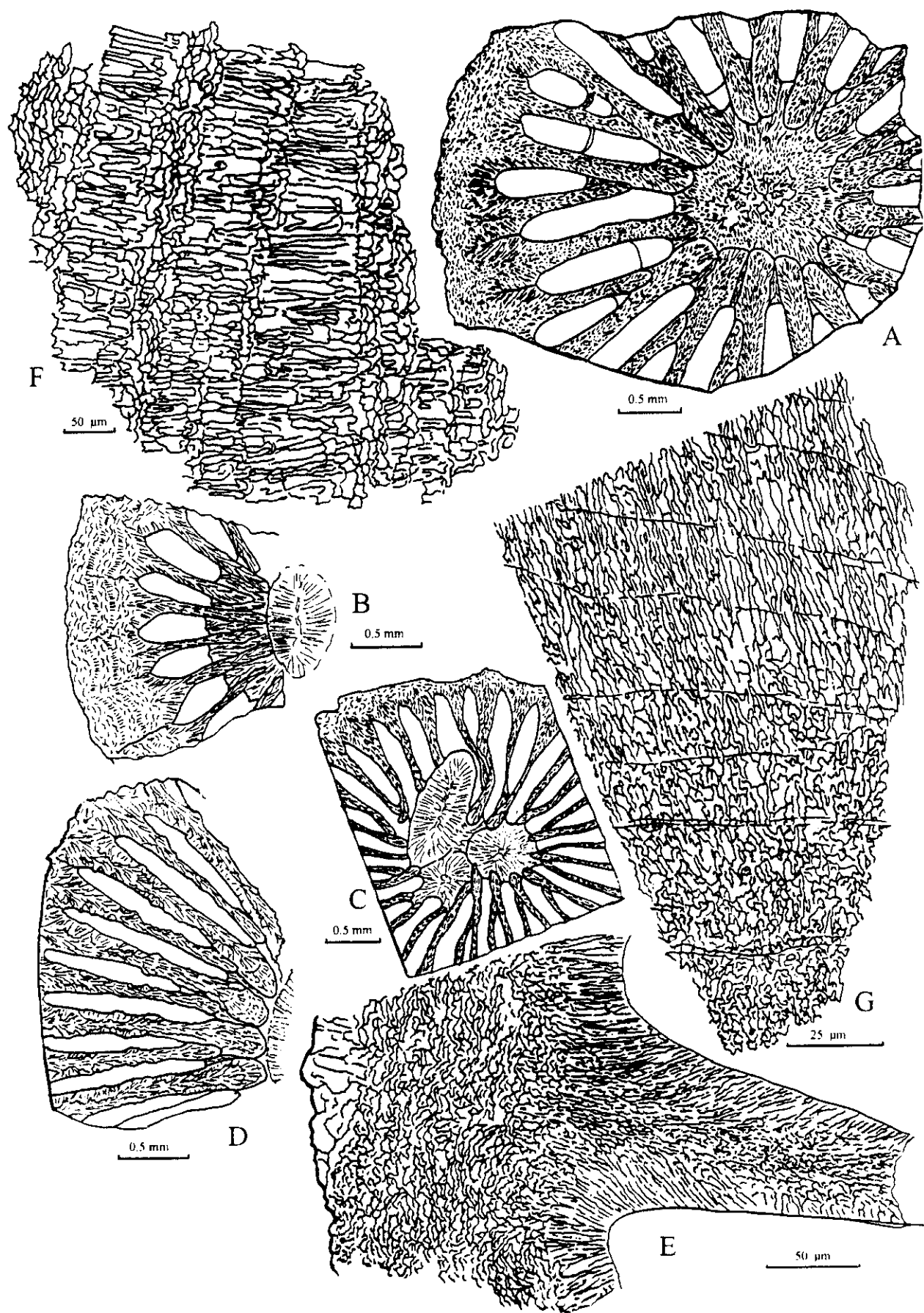
Fig. B.- Detalle de la microestructura del ejemplar cilíndrico SSE/18-40 (*Cyathaxonia* spp).

Fig. C.- Detalle de la columnilla patológica de SSE/14-31, perteneciente a *C. cornu*.

Fig.D.- Detalle de los septos tuberculados de SSE/10-37 (*C. rushiana*).

Figs. E y G.- Detalles microestructurales del mismo ejemplar tomados en el microscopio electrónico. G corresponde a un detalle de la columnilla, mientras que E corresponde a la muralla externa y la base septal.

Fig. F.- Ejemplar COU2-23, toma de la estructura bandeada de la columnilla en *C. rushiana*, dibujada a partir de una fotografía de microscopio electrónico (ver Lám. III, fig. E).



La lámina de eje C-K es similar a la de otros ejemplares ya descritos si bien en SSE/14-32 la diferenciación es algo más marcada, hecho que coincide, como veremos, con la estructura de los septos².

b)-Los capuchones axiales están nítidamente desarrollados aunque son más cortos que en Las Pilitas y la participación de tejido lamelar es menor.

c)-El sello pericolumnar es lamelar aunque más corto y menos estructurado. Los sellos interseptales son completamente fibrosos.

d)-El desarrollo de la diferenciación meso-estereoplasma, llega a ser máximo, con zonas claramente vermiculares. En tales zonas no se observan fascículos de eje y las líneas de impurezas axiales son aún más escasas que en LP.

En corte longitudinal tangencial tampoco se evidencian fascículos. El desarrollo de la diferenciación septal en otros ejemplares similares está sujeto a variabilidad y rara vez alcanza la misma intensidad que en 14-32, aunque está siempre presente.

e)-El grosor de las estructuras es menor. Esto se equilibra con un desarrollo de tábulas algo más marcado.

f)-El tamaño y la forma de los elementos lamelares es homogéneo tanto en los capuchones como en el sello pericolumnar. tales elementos son claramente más pequeños (12-17 divisiones por 3 de anchura). En corte longitudinal la orientación de estas lamelas tanto en el sello pericolumnar como en los capuchones, es vertical, no habiéndose observado ninguna zona oblicua o compleja como las descritas en las columnillas de LP.

***B-4) *Cyathaxonia* spp.**

*B-4-1) *Comentario*: En los ejemplares rodados recogidos en La Sierra de La Estrella existen varias formas que no pueden ser clasificadas ni en *C. cornu* ni en *C. rushiana*. Esto tampoco quiere decir que sean un grupo homogéneo. De hecho, como indica el spp., el conjunto es marcadamente heterogéneo. Los citados ejemplares serán por tanto descritos por niveles, indicando en cada caso sus posibles relaciones con los demás grupos (ver tablas y diagramas de dispersión).

***B-4-2) SSE/10.-**

SSE/10-39 y 10-38 (fig. 20-11 y 8 y lám. II-16 y 17, respectivamente y formas externas, fig. 18-E11 y 10) son miembros de *Cyathaxonia* que alcanzan tamaños propios de *C. rushiana* pero la microestructura es completamente fibrosa, a excepción de la muralla externa, que es lamelar en zig-zag desorganizado, con lamelas de tamaño mayor, no observado por el momento en ningún otro ejemplar. Además los septos menores son cortos y aparecen muy tarde en la ontogenia.

10-38 es un ejemplar que solo conserva el cáliz. Aunque difícilmente podríamos clasificarlo como *C. rushiana* su diámetro y número de septos (7,5mm por 40 SM) es propio de este grupo. Un examen detallado de la columnilla del ejemplar parece revelar que existe alguna leve capa lamelar que podría relacionarlos. Estas dos circunstancias están ausentes en 10-39, que sin embargo, por lo demás, es muy cercano a 10-38. Todo ello puede ser interpretado como que estos ejemplares provienen del grupo de *C. rushiana*. Esto coincidiría con la observación de que la textura fibrosa en *C. cornu* (ejemplar COU2-13) es mucho más fina, y los estadios ontogénicos

²

En algunos ejemplares se observan patologías llamativas de la columnilla axial como las que incluimos del ejemplar 14-23 (fig. 20-2).

iniciales nunca alcanzan los grosores que observamos en los cortes seriados de 10-39, que además se acompañan de una diferenciación septal (meso-estereoplasma) muy marcada.

***B-4-3) SSE/18.-**

Tres ejemplares de este afloramiento tienen desarrollo cilíndrico y muralla gruesa construida en capas fibrosas y lamelares alternadas.

Dos de ellos, 18-41 y 18-43 (fig. 20-10 y 7, lám. II-15 y formas externas, fig.-18-E5 y 6) están relacionados con rushiana baja por la posesión de alguna zona lamelar en la parte externa de la columnilla y por los grosores septales. Quitando los caracteres de la muralla, su estructura es similar a la de 10-42", que es uno de los ejemplares más lamelares de dicho grupo pero que representa la tendencia a perder totalmente la ovalidad.

18-40 (fig. 20-9, lám. II-14, forma externa, fig. 18-E4 y detalle microestructural en fig. 21-B) es sin embargo, bastante diferente, pues a pesar de tener el mismo tipo de muralla externa, posee muchos menos septos (28 para 5,5mm) que además son muy finos y todos con la misma longitud (mayores y menores iguales). A excepción de la muralla la microestructura es completamente fibrosa, aunque las fibras son netas y grandes, diferentes de las del grupo de COU2-13 (*C. cornu*, fig. 21-A).

* B-5) Discusión general para el género *Cyathaxonia*.

*B-5-1) *Distinción entre C. cornu y C. rushiana.*

La estructura taxonómica propuesta tiene determinados problemas que son similares a los ya descritos en trabajos anteriores. Así CARRUTHERS (1913), sostiene que existen formas intermedias entre *C. cornu* y *C. rushiana*.

Nuestro trabajo abarca suficientes ejemplares como para mediar en esta cuestión. Según nuestras observaciones es cierto que puede hablarse una gradualidad entre ambas especies, sobre todo si tenemos en cuenta los ejemplares juveniles de *C. rushiana* en los que aún no se ha producido la formación de los capuchones septales (recordemos que se comienzan a observarse por encima de los 5mm) ni la diferenciación de capas lamelares en la columnilla.

Cuando dichos juveniles corresponden a una población de una variedad "lamelar" de *C. rushiana* la distinción es más fácil, ya que el mayor tamaño final de esta variedad y el mayor desarrollo lamelar, hacen que la densidad septal y los caracteres microestructurales sean claramente diferentes a los de secciones comparables de *C. cornu*.

Sin embargo, cuando las formas juveniles provienen de una variedad "fibrosa" de *C. rushiana*, esta distinción es más problemática, ya que el menor tamaño de la misma hace que las densidades septales de tamaños comparables sean similares y por otro lado la microestructura lamelar esté más reducida y sea complicado observarla en lámina convencional.

En estos casos la única opción es hacer una distinción microestructural sin tener en cuenta el tejido lamelar. Así encontramos que *C. cornu* es de grosores septales menores y de microestructura más fina, microfibrosa, con un grado de continuidad máximo.

*B-5-2) *Grado de relación entre la forma Lamelar y la Fibrosa en C. rushiana.*

La relación entre las dos variedades principales, puede calibrarse mediante las características de los conjuntos de MO4 y COU-2, con rasgos más variables e indefinidos, así como por el desarrollo en todos los conjuntos de los mismos caracteres derivados, es decir, mayor tamaño y densidad septal, así como la creación de regiones especializadas de secreción (capuchones axiales y sellos pericolumnares etc...).

El mayor salto en todo el plexo se produce al observar los ejemplares del nivel 14". Los ejemplares más desarrollados de este conjunto, como SSE/14-32, desarrollan perfectamente todas las zonas diferenciadas en LP pero el tamaño es menor y las zonas lamelares se han reducido. Además, la aparición de numerosas variantes en el conjunto (*Cyathaxonia* spp. u otras formas cilíndricas y tuberculadas), parecen indicar líneas de evolución divergentes con LP.

Así, la observación de los conjuntos (microestructura y variabilidad comparada) parece indicar que las formas distinguidas podrían definir subespecies (subespecie lamelar, que incluiría LP, MO4 y COU2 y subespecie fibrosa que incluiría SSE).

Pero ¿qué significado podrían tener las mismas, ambiental o estratigráfico?

Las consideraciones sobre el proceso de fibrización realizadas por varios autores (en el caso de corales rugosos ver SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1985) parecen indicar que el mismo implica una mayor evolución.

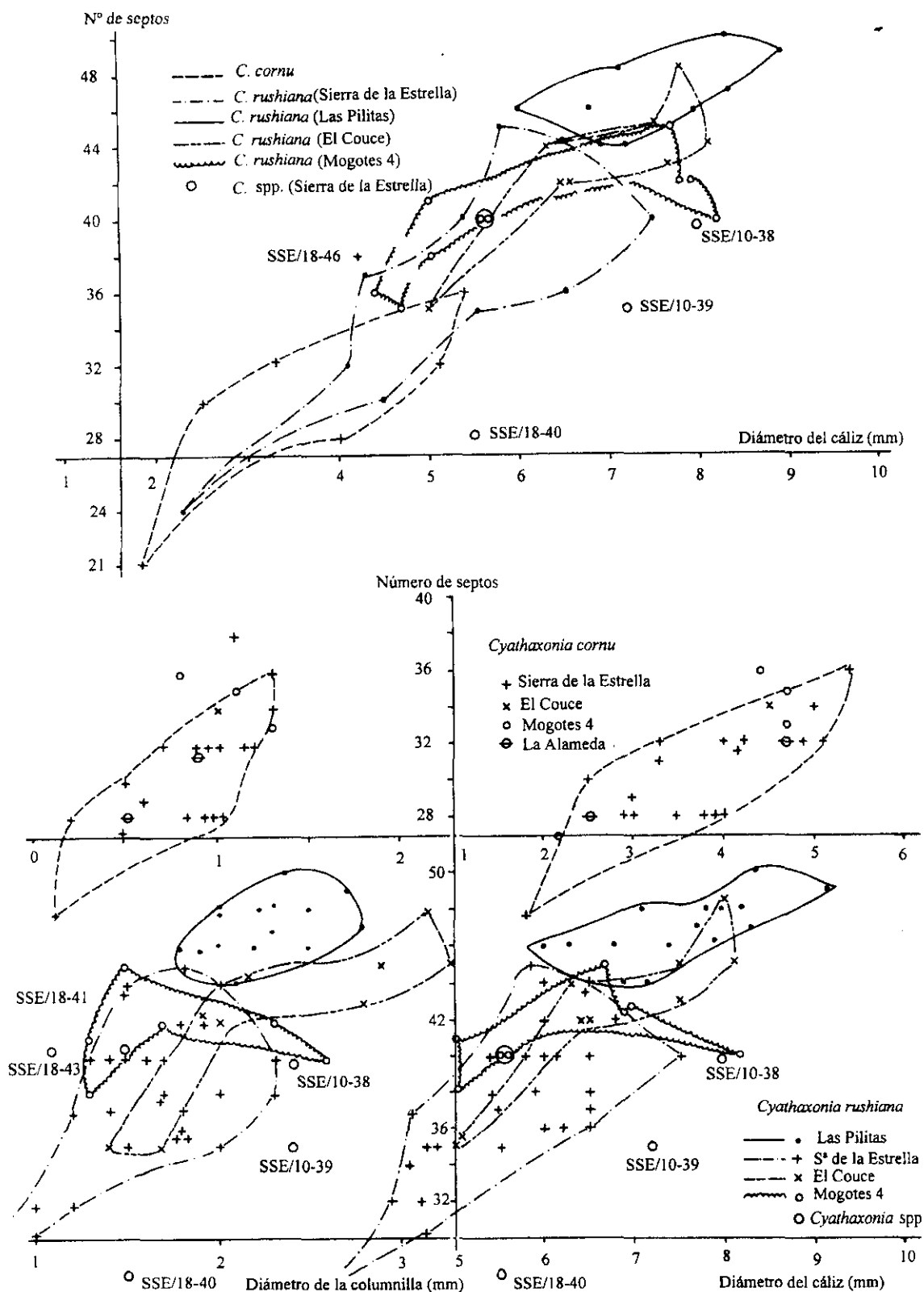


Figura 22: Diagramas binarios de las relaciones entre las dimensiones y el número de septos en *Cyathaxonia*.

Campos cualitativos para representar la tipología microestructural

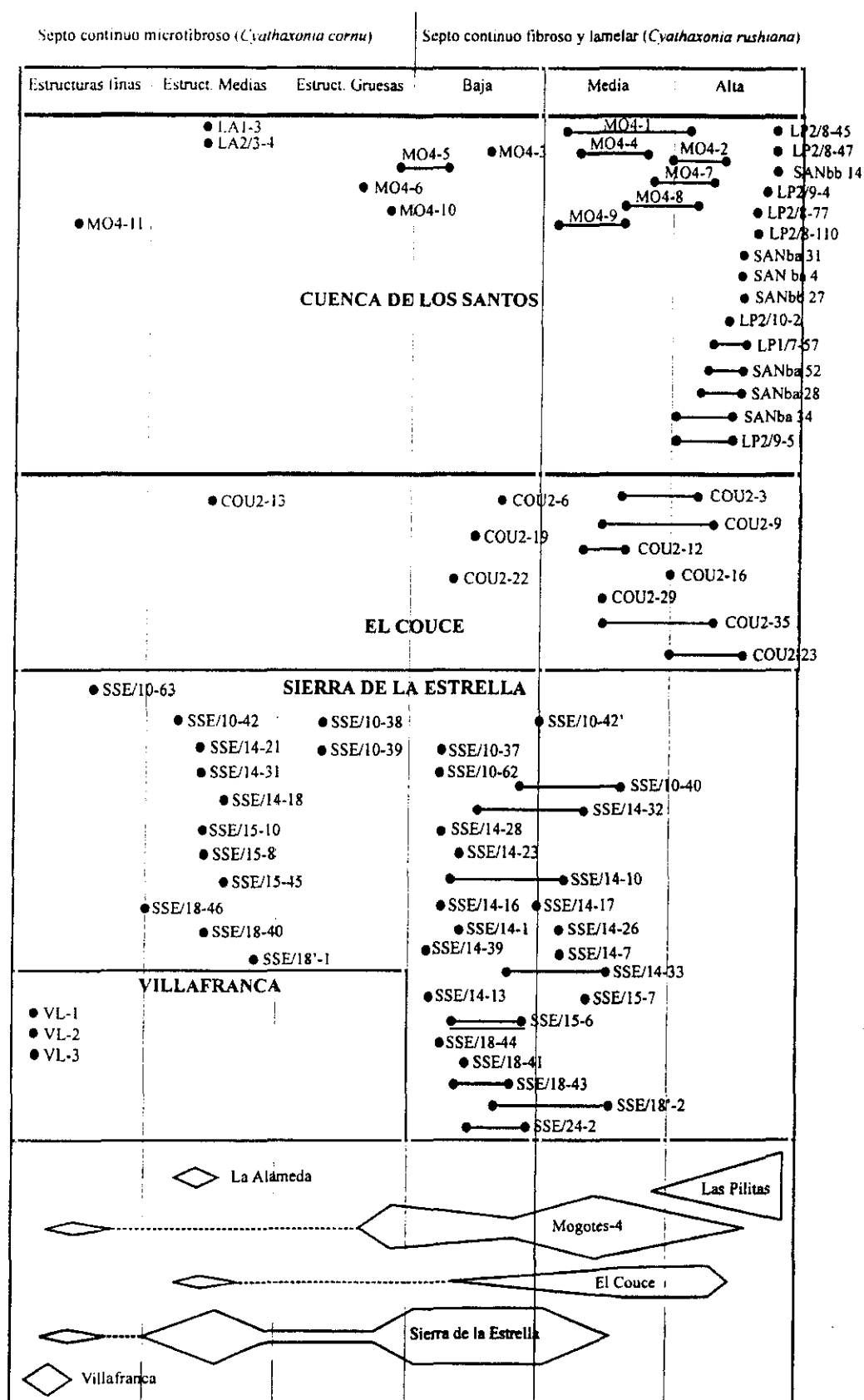


Figura 23: Tipología microestructural de los ejemplares de *Cyathaxonia* en Los Santos de Maimona y el Valle del Guadiato.

Dicha idea concuerda con la proliferación de las formas anómalas observadas en Sierra de la Estrella (*Cyathaxonia* spp.) si las interpretamos como correspondientes a una mayor tasa de especiación, coincidente con la progresiva desaparición de las formas lamelares. De hecho, en conjuntos como los de Mogotes-4 o el Couce, con una mayor indefinición y variabilidad, las formas anómalas no llegan a aparecer. Sin embargo, como veremos, en esta cuestión tenemos que tener en cuenta muchos otros datos, tanto taxonómicos como tafonómicos y la interpretación quizás no pueda ser tan sencilla (ver capítulo IX, de Paleobiogeografía y Bioestratigrafía).

En cualquier caso, esta hipótesis parece bastante acertada a mayor escala. RODRÍGUEZ & KULLMAN (en prensa) recientemente han hecho un estudio en el que se incluyen formas del género, del Carbonífero superior de Asturias, en la Formación Picos de Europa, proponiendo varios taxones nuevos. Basándome en los taxones descritos por los citados autores así como en el material de *Cyathaxonia* recogido por el doctor J. RINKLEFF en toda la Cantábrica (en total más de 500 ejemplares) he realizado un estudio, sobre la variabilidad y el valor de los rasgos definidos en el género (FALCES, 1994). Una de las conclusiones más llamativas del citado estudio, es la absoluta ausencia (a excepción de la muralla externa) de microestructura lamelar en todos los ejemplares analizados en el Carbonífero Medio y Superior de la Cordillera Cantábrica. Entre ellos son comunes formas que pueden alcanzar tamaños comparables y columnilla oval como la de *C. rushiana*. Esto, junto a la arquitectura interna de la columnilla, que en las formas Cantábricas en un alto porcentaje (alrededor de un 35%) es lobulada en lugar de homogénea, parecen ser las grandes diferencias entre las formas grandes del Viseense superior de Ossa Morena y las del Carbonífero superior de la Cordillera Cantábrica.

***B-5-3) Sobre la naturaleza de los caracteres en *Cyathaxonia*: el caso de los tubérculos.-**

En el Dinantiense *Cyathaxonia* está representada por la dualidad *C. cornu*-*C. rushiana* (CARRUTHERS, 1913 en Europa ó BYKOVA, 1966 para el Viseense Ruso). Aunque otras especies dinantienses hayan sido descritas, especialmente fuera de Europa, esta dualidad parece describir de algún modo una característica esencial dentro del género y algunos autores la han defendido como la única diferenciación real (KHOA, 1977).

Si esto fuera así el rango de dicha dualidad y por tanto el de ambas especies abarcaría casi el mismo intervalo que el observado para todo el género (menos el Devónico, en donde no han sido citadas formas gigantes, ROZKOWSKA, 1969) ya que formas de dimensiones y desarrollo similar aparecen en todas las edades (ver por ejemplo, síntesis de SANDO, 1977, para las especies americanas del Tournaisiense o las descripciones de "*C. rushiana*" del Pérmico Ruso en SOSHKINA, 1925 y en SOSHKINA *et al.*, 1941).

En nuestra opinión, y como parece demostrar la comparación microestructural entre las poblaciones del Viseense superior de Ossa Morena y las del Carbonífero superior de la Cantábrica, la dualidad "*cornu-rushiana*" sólo indica pues una tendencia, corriente en el género, a la formación de poblaciones con individuos de gran tamaño, lo cual provocaría de hecho la aparición de poblaciones homeomorfas, equivalentes respecto a esta variable, pero quizás diferenciables en otros rasgos.

Sin embargo, en la bibliografía, la distinción de especies basada en otro tipo de caracteres más cualitativo que complementara la descripción meramente numérica, es controvertida y algo confusa (FOMITCHEV, 1953, DEGROT, 1963).

CARRUTHERS (1913) señala que en las colecciones de *Cyathaxonia* revisadas por él, tanto las de Tournai como las de Inglaterra e Irlanda, la variación entre formas con tubérculos a formas no tuberculadas es gradual, apareciendo además tanto en ejemplares de *C. cornu* como en *C. rushiana*, aunque haciendo la salvedad de que tales ejemplares tuberculados (él habla de espinas

y además alineadas) solo aparecen en el Viseense.

La coexistencia de formas con y sin tubérculos en *C. cornu* también ha sido observada por POTY (1981, pg. 16-17, lám. 2, fig.5) en ejemplares del Viseense superior.

La especie americana *C. tantilla*, sin embargo caracterizada por los tubérculos, es por contra, del Tournaisiense, existiendo incluso alguna cita de *Cyathaxonia* tuberculadas en el Devónico Superior y por supuesto en todo el resto del Carbonífero.

La valoración de este carácter propuesta por SOSHKINA (1925), la lleva a definir un subgénero con formas del Pérmico Inferior Ruso. Esta propuesta fue discutida y deshechada por la misma SOSHKINA (1928) y revisada posteriormente por SANDO (1977), aunque trabajos como RODRÍGUEZ (1984) llegan a aceptar dicha división al encontrar poblaciones tuberculadas claramente separadas de otras coetáneas del mismo grupo.

En nuestro caso, el desarrollo de los tubérculos en *C. rushiana* es escaso e irregular. Dichos elementos no desarrollan un orden y parecen representar más bien una posibilidad dentro de la variabilidad general del grupo, que un rasgo definitorio.

Sin embargo en los ejemplares de Villafranca, el caso es algo diferente. Éstos parecen tener una distribución homogénea de los tubérculos, que quizás sí representen un rasgo más importante, quizás adaptativo, respecto a su separación de *C. cornu*, similar al observado por SANDO (1977) ó RODRÍGUEZ (1984).

La posesión o carencia de tubérculos sería sólo un ejemplo, aunque llamativo, sobre el desarrollo e importancia de un carácter. Igual sucede, aunque en menor medida, respecto a rasgos como la longitud de los septos menores, la forma de la columnilla o la densidad septal y el tamaño (ver DE GROOT, 1963, o RODRÍGUEZ & KULLMAN, en prensa).

En nuestra opinión esta aparente contradicción entre los datos de unos autores y otros respecto a los diferentes caracteres considerados, podría partir de un estudio incompleto de los conjuntos.

Si el estudio es integral, desde el nivel microestructural, que identifica correctamente las unidades morfológicas, hasta el nivel poblacional y paleoecológico-tafonómico, que nos ayuda a comprender e interpretar correctamente la variabilidad, podremos identificar y caracterizar geológicamente muy distintos tipos de asociaciones, en las que el valor de los rasgos no siempre sería el mismo.

C. rushiana en L.P

Sigla	D.T.	D.C.	N°Sp	Tipo
SANba32	5.9	1.8	46	alta
SANba28	6.2	1.9	46	alta
SANba34	6.7	2.2	46	med-alt
LP17-37	6.8	2.1	44	alta
SANba31	6.9	2.2	48	alta
LP29-5	7	2	44	med-alt
SANba4	7.3	2.4	46	alta
LP29-4	7.6	3	47	alta
LP210-2	7.7	2	48	alt-tubr
LP28-110	7.8	2	46	alta
LP28-77	7.8	2.5	48	alta
SANbb27	8.1	2.3	48	alta
SANbb14	8.2	2.3	47	alta
LP28-45	8.2	2.4	50	alta
LP28-47	9.1	2.8	49	alta

Tablas con datos resumen: diámetros máximos compensados para *Cyathaxonia*

C. rushiana en MO4

Sigla	D.T.	D.C.	N°Sp	Tipo
MO4-8	4.4	1.2	37	alt-med
MO4-3	5	1.3	38	baja
MO4-4	5	1.3	41	med-alt
MO4-9	6.7	1.5	45	media
MO4-1	6.8	2.3	42	media
MO4-7	6.9	1.7	42	alta
MO4-2	8.2	2.6	40	alta

C. rushiana en COU2

Sigla	D.T.	D.C.	N°Sp	Tipo
COU2-29	5	1.4	35	medin
COU2-6	5	1.7	35	baja
COU2-22	6.5	2	42	baja
COU2-12	6.4	1.9	42	media
COU2-3	6.3	2.1	44	med-alt
COU2-16	7.5	2.8	43	med-alt
COU2-35	7.5	3.3	45	alt-med
COU2-9	8	3.2	48	alt-med
COU2-23	8.1	2.9	45	alta

C. cornu en Los Santos

Sigla	D.T.	D.C.	N°Sp	Tipo
LAI3-4	2.5	0.5	28	cornu
LAI-3	4.7	0.9	32	cornu
MO4-11	2.2	0.5	27	cornu
MO4-6	4.4	0.8	36	baja?
MO4-10	4.7	1.3	33	cornu
MO4-5	4.7	1.1	35	baja?

C. cornu en Guadiato

Sigla	D.T.	D.C.	N°Sp	Tipo
COU2-13	4.5	1	34	cornu
SSE/10-42	5.1	1.4	32	cornu
SSE/10-63	2.9	0.4	28	cornu
SSE/10-43	4.2	1	32	cornu
SSE/14-21	1.8	0.2	21	cornu
SSE/14-41	2.5	0.5	30	cornu
SSE/14-27	3	0.8	28	cornu
SSE/14-15'	3.3	1	31	cornu
SSE/14-18	3.5	0.8	28	cornu
SSE/14-30	3.8	1	28	cornu
SSE/14-38	3.9	1	28	cornu
SSE/14-31	4	0.8	32	cornu
SSE/14-35	4.2	0.9	32	cornu
SSE/14-9	5	1.3	34	cornu
SSE/15-10'	3.3	0.7	32	cornu
SSE/15-8'	4	1	28	cornu
SSE/18-1	3	0.6	29	cornu
SSE/18-46	4.2	1.1	38	cornu
SSE/18-44	4.9	1.2	32	cornu
SSE/18-45	5.4	1.3	36	cornu
SSE/18-114	4.1	0.6	32	cornu

Cyathaxonia spp.

Sigla	D.T.	D.C.	N°Sp	Tipo
SSE/10-38	8	2.4	40	spp
SSE/10-39	7.2	2.4	35	spp
SSE/18-41	5.5	1.4	40	spp
SSE/18-43	5.6	1.1	40	spp
SSE/18-40	5.5	1.5	28	spp

C. rushiana en SSE

Sigla	D.T.	D.C.	N°Sp	Tipo
SSE/10-42'	5.9	1.8	45	baja
SSE/10-31	6	1.5	44	baja
SSE/10-40	6.5	1.7	38	media
SSE/10-37	6.8	1.8	42	baja
SSE/14-34	2.3	0.4	24	baja
SSE/14-22	4.1	1	32	baja
SSE/14-48	4.4	1.2	32	baja
SSE/14-37	4.3	1.6	34	media
SSE/14-27	4.5	1.1	35	baja
SSE/14-8	4.3	1.4	37	media
SSE/14-4	4.8	2	35	media
SSE/14-24	5.1	1.5	35	media
SSE/14-25	5.5	1.2	37	med-baj
SSE/14-1	6	1.8	36	media
SSE/14-17	5.9	2.3	38	med-baj
SSE/14-33	6.2	1.8	36	media
SSE/14-23	6.5	1.5	40	media
SSE/14-7	6.5	2	44	media
SSE/14-26	7.2	2	38	media
SSE/14-16	5.5	1.5	34	baja
SSE/14-28	6	1.9	42	baja
SSE/14-10	6	1.7	40	baja
SSE/14-39	6.1	1.6	40	baja
SSE/14-29	6.5	1.8	36	baja
SSE/14-36	6.5	1.8	37	baja
SSE/14-13	6.5	1.5	44	baja
SSE/14-32	7.5	2.3	40	baja
SSE/15-6	5.8	1.4	40	baja
SSE/15-7	5.4	1.7	38	media
SSE/18-2	5.4	1.3	40	media
SSE/24-2	4.5	1	30	baja

Legenda:

D.T.: Diámetro total compensado, que consiste en una media de los diámetros CK y A.

D.C.: Diámetro compensado en las columnillas.

N°Sp: Número total de septos (Mayores más menores).

Tipo: tipo microestructural (tubr. significa tubérculos).

Nota: los datos están tomados de los cortes con mayor diámetro.

Cyathaxonia cornu

Sigla	DK	DA	DKc	DAc	NSM	Sm	N°T	Tipo
LAII/3-4	3,2	1,8	0,7	0,3	16	12	28	cornu
LA1-3a	5	4	0,9	0,9	16	16	32	cornu
b	5,2	4,3	0,9	0,9	16	16	32	cornu
MO4-11	2,2	2,2	0,5	0,5	14	13	27	cornu
MO4-6	4,4	4,4	0,8	0,8	18	18	36	baja?
MO4-10	5	4,5	1,5	1,1	17	16	33	cornu
MO4-5a	3	2,5	0,5	0,5	16	12	28	baja?
b	4,7	4,2	1,1	1	17	17	34	baja?
c	5	4,5	1,2	1	18	17	35	baja?
COU2-13a	3,5	3,5	0,6	0,6	16	14	30	cornu
b	4	4	0,8	0,8	16	16	32	cornu
c	4,5	4,5	1	1	17	17	34	cornu
SSE/10-63	2,9	2,9	0,4	0,4	14	14	28	cornu
SSE/10-43a	3	3	0,9	0,5	16	16	32	cornu
b	4,2	4,2	1,1	0,9	16	16	32	cornu
	3,9	3,9	1,1	1	16	15	31	cornu
b	5,1	5,1	1,4	1,4	16	16	32	cornu
SSE/14-21	1,8	1,8	0,2	0,2	12	9	21	cornu
SSE/14-41	2,5	2,5	0,5	0,5	15	15	30	cornu
SSE/14-27	3	3	0,8	0,8	14	14	28	cornu
SSE/14-15'	3,3	3,3	1	1	15	15	31	cornu
SSE/14-14	3,5	3,5	0,6	0,6	16	16	32	cornu
SSE/14-15a	2,6	2,6	0,6	0,6	13	13	27	cornu
b	3,5	3,5	0,8	0,8	14	14	28	cornu
SSE/14-18a	2,2	2,2	0,5	0,5	12	12	26	cornu
b	3,5	3,5	0,8	0,8	14	14	28	cornu
SSE/14-30	3,8	3,8	1	1	14	14	28	cornu
SSE/14-38	3,9	3,9	1	1	14	14	28	cornu
SSE/14-31a	2,3	2,3	0,2	0,2	11	11	26	cornu
b	4,3	3,7	0,9	0,6	16	16	32	cornu
SSE/14-35a	2,6	2,6	0,5	0,5	14	14	29	cornu
b	3,6	3,6	1	0,7	15	15	31	cornu
c	4,5	3,9	1,1	0,7	16	16	32	cornu
SSE/14-9	5,5	4,5	1,5	1	17	17	34	cornu
SSE/15-10a	3	3	0,5	0,5	15	15	30	cornu
b	3,3	3,3	0,7	0,7	16	16	32	cornu
SSE/15-8'a	2,6	2,6	0,7	0,7	14	14	28	cornu
b	4	4	1	1	14	14	28	cornu
SSE/18-1	3	3	0,6	0,6	15	14	29	cornu
SSE/18-44a	3,5	3,5	1	1	16	16	32	cornu
b	4,9	4,9	1,2	1,2	16	16	32	cornu
SSE/18-45a	3,2	3,2	0,6	0,6	14	11	25	cornu
b	3,4	3,4	0,6	0,6	16	14	30	cornu
c	5,4	5,4	1,3	1,3	18	18	36	cornu
SE/18-114a	2,1	2,1	0,4	0,4	12	10	22	cornu
b	3,5	3,3	0,6	0,6	16	15	31	cornu
c	4,1	4,1	0,6	0,6	16	16	32	cornu
SSE/18-46	4,2	4,2	1,1	1,1	19	19	38	cornu?

Cyathaxonia spp

Sigla	DK	DA	DKc	DAc	SM	Sm	N°T	Tipo
SSE/10-38a	7	7	1,9	1,9	20	20	40	spp
b	8	8	2,4	2,4	20	20	40	spp
SSE/10-39a	3,5	3,5	1,4	1,2	18	1	20	spp
b	4,2	4,2	1,4	1,3	18	6	24	spp
c	5,1	5,1	1,8	1,8	20	13	33	spp
d	7,2	7,2	2,6	2,2	20	15	35	spp
SSE/18-41	5,5	5,5	1,4	1,4	20	20	40	spp
SSE/18-43a	3,3	3,3	0,7	0,7	17	16	33	spp
b	4,1	4,1	1	1	19	19	38	spp
c	5,6	5,6	1,1	1,1	20	20	40	spp
SSE/18-40a	4,8	4,8	1	1,5	14	14	28	spp
b	5,5	5,5	1,5	1,5	14	14	28	spp

Cyathaxonia rushiana en LP y MO4

Sigla	DK	DA	DKc	DAc	SM	Sm	N°T	Tipo
SANba32	6,1	5,5	2	1,6	24	22	46	alta
SANba28	6,2	6,2	2,2	1,6	23	22	45	alta
SANba34a	6,5	6,5	2,4	2	23	23	46	med-alt
LP1/7-57a	3,3	3,3	0,8	0,7	17	15	32	alta
b	4,2	3,9	1,3	1	19	17	36	alta
c	6	5,6	1,9	1,5	22	20	42	alta
d	7,1	6,5	2,4	1,8	22	22	44	alta
SANba31	7,3	6,6	2,5	2	24	24	48	alta
LP2/9-5a	3,5	3,2	1	0,7	16	18	31	alta
b	4,5	4,5	1,5	1,2	21	18	39	alta
c	6,6	6,1	1,9	1,5	22	22	44	med-alt
d	7	7	2,4	1,6	22	22	44	med-alt
SANba4a	7,2	6,6	2,4	1,9	23	22	45	alta
b	7,6	7	2,8	2	23	23	46	alta
LP2/9-4a	5	5	1,6	1,2	19	19	38	alta
b	6	5,6	1,9	1,3	22	19	41	alta
c	7,7	7	2,5	1,9	23	22	45	alta
d	8	7,3	3,3	2,4	24	23	47	alta
LP2/10-2a	1,6	1,6	0	0	12	2	14	alta
b	4	3,8	1,1	1	20	17	37	alta
c, tuberculos	5,5	5,2	1,4	1,3	23	21	43	alta
d, tuberculos	8,2	7,2	2,5	1,5	24	24	48	alta
LP2/8-110a	5	4,6	1,7	1,3	21	21	42	alta
b	5,8	5,4	2	1,4	23	22	45	alta
c	6,8	6,5	2,3	1,7	23	23	46	alta
d	8	7,6	2,1	1,5	23	23	46	alta
LP2/8-77a	5	4,5	1,6	1,3	21	19	39	alta
b	8,5	7,2	2,7	2,2	24	24	48	alta
SANbb27a	7,5	6,5	1,7	1,7	24	23	47	alta
b	8,5	7,7	2,6	2	24	24	48	alta
SANbb14a	4	3,7	1,3	1	18	16	36	alta
b	5,6	5,3	1,8	1,5	22	22	44	alta
c	7,3	6,9	2,5	1,9	24	22	46	alta
d	8	7,3	2,5	2,1	24	23	47	alta
e	8,5	8	2,1	1,4	24	23	47	alta
LP2/8-45a	7,9	7,2	2,5	1,8	25	24	49	alta
b	8,3	7,6	2,5	1,9	25	24	49	alta
c	8,7	7,8	2,8	2,2	25	25	50	alta
LP2/8-47a	5,7	5,4	1,9	1,4	20	20	40	alta
b	7,5	6,8	2,4	1,9	22	22	44	alta
c	8,5	7,4	3	2,3	24	24	48	alta
d	9,2	9,1	3	2,5	25	24	49	alta
MO4-8a	2,1	2,1	0,4	0,4	16	8	24	alta
b	3,7	3,7	1	1	18	17	35	alt-med
c	4,4	4,4	1,2	1,2	19	18	37	alt-med
d	4,4	4,4	1,2	1,2	19	18	37	media
MO4-3	5,5	4,5	1,4	1,2	19	19	38	baja
MO4-4a	2,6	2,6	0,6	0,6	16	13	29	med-alt
b	5	4,7	1,5	1	21	20	41	med-alt
MO4-9a	1,7	1,7	0,2	0,2	12	2	14	media
b	2	2	0,4	0,4	14	5	19	media
c	7	6,4	1,8	1,3	23	22	45	media
MO4-1a	3	2,8	1,2	1	15	12	27	media
b	5,5	4,5	2	1,4	20	20	40	media
c	7,2	5,7	2,5	1,6	21	20	41	media
d	7,5	6,1	2,7	1,8	21	21	42	media
MO4-7a	4,3	4	1	1	18	17	35	alta
b	7,2	6,5	2	1,3	21	21	42	alta
MO4-2a	3,5	3,5	0,6	0,6	14	10	24	alta
b	3,9	3,9	1	1	17	13	30	alta
c	6	6	2	1,8	19	18	37	alta
d	7,5	7,2	2,5	2	20	20	40	alta
e	8,5	7,9	3	2,2	20	20	40	alta

***Cyathaxonia rushiana* en SSE**

Sigla	DK	DA	DKc	DAc	SM	Sm	NPT	Tipo
SSE/10-42a	4,9	4,9	1,5	1,3	19	18	37	baja
b	6,5	6,5	2	1,5	19	19	38	baja
SSE/10-31a	1,9	1,9	0,2	0,2	14	10	24	baja
b	4	4	1	1	19	18	37	baja
c	6	6	1,6	1,4	22	22	44	baja
SSE/10-40a	4,9	4,9	1,5	1,3	19	18	37	media
b	6,5	6,5	2	1,5	19	19	38	media
SSE/10-37a	6,3	6	2	1,5	21	21	42	baja
b, tuberculosis	7	6,7	2	1,6	21	21	42	baja
SSE/14-34	2,3	2,3	0,4	0,4	12	12	24	baja
SSE/14-22	4,1	4,1	1	1	18	14	32	baja
SSE/14-48	4,5	4,2	1,3	1	16	16	32	baja
SSE/14-37	4,5	4	1,7	1,5	17	17	34	media
SSE/14-27	4,5	4,5	1,1	1,1	18	17	35	baja
SSE/14-8	4,5	4,2	1,5	1,1	18	19	37	media
SSE/14-4	4,9	4,6	2,3	1,6	18	17	35	media
SSE/14-24	5,3	4,8	1,7	1,4	18	17	35	media
SSE/14-25	6	5	1,2	1,2	19	18	37	med-baj
SSE/14-1	6	6	1,8	1,8	18	18	36	baja
SSE/14-17a	3,6	3,6	1,2	1,2	16	16	32	baja
b	6	5,7	2,7	2	19	19	38	med-baj
SSE/14-33a	3,9	3,7	1,1	1	18	18	36	med-baj
b	5,5	5	1,4	1	18	18	36	media
c	6,4	6	2	1,6	18	18	36	media
SSE/14-23	6,5	6,4	1,5	1,4	20	20	40	media
SSE/14-7a	5,5	5	1,5	1,2	22	21	43	media
b	6,5	6	2	1,9	22	22	44	media
SSE/14-26	7,5	6,9	2,2	1,8	19	19	38	media
SSE/14-16	5,5	5,5	1,5	1,5	17	17	34	baja
SSE/14-28	6	6	1,9	1,9	21	21	42	baja
SSE/14-10a	3,4	3,4	0,7	0,7	18	14	32	baja
b	6,4	5,6	0,2	1,4	20	20	40	baja
SSE/14-39a	5,2	4,8	1,4	1,1	20	19	39	baja
b	6,5	5,7	1,9	1,3	20	20	40	baja
SSE/14-29	7	6	2	1,5	18	18	36	baja
SSE/14-36	7	6	2	1,5	19	18	37	baja
SSE/14-13a	3,5	3,5	0,6	0,6	15	15	30	baja
b	6,9	6	2	1,4	22	22	44	baja
c	7	6	1,6	1,4	22	22	44	baja
SSE/14-32a	3,2	2,9	0,7	0,7	16	16	32	baja
b	5,7	5,4	1,8	1,4	20	20	40	baja
c	6,8	6,2	2,3	1,8	20	20	40	baja
d	7,8	7	2,7	1,9	20	20	40	baja
SSE/15-6a	2,6	2,6	0,6	0,6	16	14	30	baja
b	4,5	4,5	1,2	1,2	20	20	40	baja
c, tuberculosis	5,8	5,8	1,4	1,4	20	20	40	baja
SSE/15-7a	4	4	1,5	1,5	18	19	37	media
b, tuberculosis	5,4	5,4	1,7	1,7	19	19	38	media
SSE/18-2a	2,6	2,6	0,6	0,6	16	10	26	media
b	4,4	4,2	1,3	0,9	18	18	36	media
c	5,6	5,2	1,5	1	20	20	40	media
SSE/24-2a	3,6	3,6	0,8	0,8	15	15	30	baja
b	5	4	0,7	0,7	15	15	30	baja

***Cyathaxonia rushiana* en COU2**

Sigla	DK	DA	DKc	DAc	SM	Sm	NPT	Tipo
COU2-29	5	5	1,4	1,4	18	17	35	media
COU2-6	5	4,5	1,7	1,3	18	18	36	baja
COU2-22a	5,3	5,1	1,8	1,5	21	21	42	baja
b	6,5	6	2	1,8	21	21	42	baja
COU2-12	6,4	6,4	1,9	1,6	21	21	42	media
COU2-3a	3,8	3,5	1,1	0,8	18	18	36	med-alt
b	6,3	6	2,1	1,6	22	22	44	med-alt
COU2-16	7,5	5,7	2,8	1,8	22	21	43	med-alt
COU2-35a	2,5	2,5	0,7	0,7	14	11	25	alta
b	5,2	5,2	1,7	1,5	21	21	42	alt-med
c	6	6	2,4	1,7	22	21	43	alt-med
d	7	7	3	2,4	23	22	45	alt-med
e	7,5	7,2	3,3	2,6	23	22	45	media
COU2-9a	5,2	5	1,6	1,4	21	21	42	media
b	6,5	6,5	2,3	1,9	24	24	48	alt-med
c	7,4	7	2,9	2,5	24	24	48	alt-med
d	8	7,8	3,2	3	24	24	48	alt-med
COU2-23a	8	7,1	2,8	2,4	24	24	48	alta
b	8,1	7,2	2,9	2,6	24	24	48	alta

***Capítulo VI-C**

Grupo de formas "Caninoides".-

***C-1) Introducción general-**

La agrupación que diferenciamos en este apartado, está basada en morfologías principalmente antipinnadas, siempre sin disepimientos, cercanas a las descritas para la especie *Caninia cornucopiae* en sus fases *vermicularis*, *dumonti* y comienzo de la fase *cornucopiae* (ver CARRUTHERS 1908 y HUDSON 1944c)¹.

Es importante señalar que aquí nos referimos a un tipo de desarrollo antipinnado distinto del observable en aquellos otros grupos estudiados en esta Tesis, de fósula cardinal también situada en el lado convexo (ver los grupos de *Rylstonia*, *Cyathaxonia*, *Ufimia*, *Pentaphyllum*, *Duplostella*, *Soshkineophyllum*?-*Claviphyllum*?, *Rotiphyllum* y *Saleelasma*).

Es cierto que algunas veces el desarrollo antipinnado observable en el cáliz de algunos taxones, es realmente convergente con el aspecto de *Caninia* s.s. (ver por ejemplo la relación clásica entre este género y *Amplexizaphrentis enniskelleni*, presente desde la definición del mismo por VAUGHAN, 1906). Sin embargo, el estudio de la ontogenia deshace el parecido, ya que los estadios juveniles de estas formas convergentes, nunca son antipinnados.

Así pues, la morfología caninoide en sentido estricto corresponde a formas cuyo desarrollo antipinnado está presente desde las fases juveniles y no, adquirido como carácter secundario en las fases adultas. Así distinguiremos la ontogenia de este tipo de corales, de la ontogenia pinnada, fascicular, radial ó pentaphylloide, típica de otros géneros, como pueden ser los arriba mencionados y otros corrientes en otros países y edades.

En RODRÍGUEZ & FALCES (1992), distinguíamos dos especies que parecían estar relacionadas por su forma "caninoide", esto es:

-*Zaphrentoides*? aff. *neogriffithi* (más un ejemplar clasificado como *Z.?* sp.1)

-*Zaphrentoides*? sp.2.

A ellos hemos unido en este estudio un amplio grupo de formas "amplexoides" que en dicho trabajo fueron escasamente estudiadas (sólo tres ejemplares bajo la denominación de *Amplexus* sp.) así como un extenso conjunto de formas asociadas, provenientes de la cuenca de Guadiato.

El estudio comparado de ontogenia, microestructura y variabilidad, parece señalar la existencia de tres géneros diferentes, de los que sólo el primero (basado en *Z.?* aff. *neogriffithi*) y en menor medida el tercero (grupo de "*Amplexus*"), tienen una ontogenia caninoide. Por contra, el estudio detallado demuestra que el segundo grupo (*Z.?* sp.2), es diferente a los anteriores en muchos sentidos.

Las fases de desarrollo a las que nos referiremos fueron definidas por CARRUTHERS (1908) y completadas por HUDSON (1944c). Las definiciones de las mismas dadas por este último autor son las que siguen:

a) Fase *vermicularis*: forma externa cónica, metaseptos de todos los cuadrantes extendiéndose hasta el eje, septos Cardinal y Antípoda conspicuos.
b) Fase *dumonti*: forma externa cónica, cuadrantes antípodas libres axialmente y comenzando a adelgazarse. Los septos menores aparecen. Comienza la formación de la fósula cardinal.
c) Fase *cornucopiae*: HUDSON en 1943d incluye esta fase que no había definido CARRUTHERS. Forma externa cónica, los cuadrantes antípodas comienzan a retirarse. La fósula cardinal ya se ha formado (entre el final de el estadio *dumonti* y el comienzo del estadio *cornucopiae*) aunque no es hasta este estado que el septo cardinal se retira claramente.
d) Fase *nystiana*: forma externa cónica, fósula cardinal reducida, área axial ancha y libre de septos, el septo Antípoda deja de ser conspicuo.
e) Fase *edwardsiana*: forma externa cilíndrica, raramente cónica. Comienzan a aparecer los disepimientos.
f) Fase *cornu-bovis*: forma externa cono-cilíndrica, septos amplexoides.
g) Fase *analog*: SALEÉ, 1910, incluye un estadio más, *analog*, también conocilíndrico, similar al anterior, pero caracterizado por fuertes rejuvenecimientos y septos irregulares en lugar de septos amplexoides (probablemente septos con crenulación alta).

***VI-C-2) Grupo 1º. Microestructura septal abierta:**
Septos continuos.

***C-2-1) Introducción al grupo 1º-**

Para la exposición de las diferentes formas del grupo 1º proponemos como hipótesis de trabajo un género nuevo, así como especies diferentes para cada una de las tendencias diferenciadas entre las que no medien formas intermedias. Dentro de este primer género incluimos todas las morfologías principalmente caninoides, cuya microestructura está basada en la tendencia a una secreción esquelética continua, así como a la total ausencia de verdaderas LMN (láminas medias negras) en los ejes septo.

La mayoría de los taxones de los que hablaremos son nuevos, dado que no hemos podido hallar criterios suficientes para utilizar aquellos taxones descritos en la bibliografía, más cercanos a nuestros ejemplares. Esto no excluye la posibilidad, como ya hemos indicado en otros taxones nuevos definidos en esta Tesis, de que en el futuro los taxones aquí presentados entren en sinonimia, cuando especies definidas con anterioridad sean mejor caracterizadas.

***Cania* gen. nov.**

- *Sinonimia*: Respecto al material estudiado con anterioridad por nosotros, RODRÍGUEZ & FALCES, 1992, incluimos en el género nuevo *Zaphrentoides?* aff. *neogriffithi* y *Zaphrentoides?* sp.1. Dado nuestro actual conocimiento de las especies descritas en la bibliografía, únicamente podemos relacionar con certeza, la especie *Caninia heterophyllia* HUDSON, 1943c. La inclusión *Caninia lanceolata* Hudson, 1944c, que desarrolla una fase *nystiana* con disepimientos, es de momento, dudosa.
- *Especie tipo*: *Cania griffithoides*. Afloramiento tipo La Alameda I, unidad 4 en Los Santos de Maimona (base del Viseense superior).
- *Derivatio nomini*: La intención de esta elección es que sea fonéticamente similar a *Caninia*, género con el que nuestros ejemplares guardan ciertas semejanzas. Podríamos haber elegido cualquier prefijo que indicara esta relación, pero la existencia del género, *Paracaninia*, CHI, 1937, hacía recomendable, para evitar confusiones, elegir cualquier otro nombre sin prefijos.
- *Diagnosis*: "Corales solitarios sin disepimientos (CRSSD), con forma externa variable, en general curva y de cáliz oblicuo. El lado cardinal se sitúa siempre en la zona convexa. Las especies se caracterizan por un desarrollo caninoide desde los primeros estadios ontogenéticos. Este desarrollo puede sufrir cambios secundarios posteriores. Los septos menores son rudimentarios y las tábulas varían desde horizontales hasta inclinadas hacia la periferia. La microestructura es claramente abierta y continua, sin desarrollo de LMN y escasa separación de fases; son más corrientes los microelementos de tendencia fibrosa".
- *Comentario*: Como veremos en la discusión general (apartado 2-4-3), las poblaciones estudiadas plantean una problemática referida a la relación existente entre los géneros *Caninia* y *Zaphrentoides*. Nuestra investigación indica la existencia de un género de

formas sin diseptos y microestructura abierta. Dicho género podría ser *Zaphrentoides*, aunque numerosos problemas con la especie tipo sugieren la definición de un género nuevo.

***C-2-2) Grupo 1º en Los Santos de Maimona.**

***2-2-1) *Cania griffithoides* sp. nov.**

- Sinonimia*: se incluyen en la presente especie, *Zaphrentoides?* aff. *neogriffithi* y *Zaphrentoides?* sp.1 descritos por RODRÍGUEZ & FALCES (1992, pag. 175-177).
- *Derivatio nomini*: la denominación hace referencia al parecido con los peels figurados por EASTON (1975, pag. 683) del estadio adulto del Holotipo de la especie *Zaphrentoides griffithi* MILNE EDWARDS & HAIME, 1851.
- *Holotipo*: elegimos el ejemplar LAI-95, con un grado medio de desarrollo y en el que hemos realizado tres láminas transversales (una de ellas LU) y tres longitudinales (todas ellas LU), abarcando todas las orientaciones requeridas.
- *Diagnosis*: "*Cania* caracterizada por desarrollar una ontogenia caninoide en sentido estricto, aunque sin llegar a superar el comienzo de la fase *cornucopiae* y sin embargo con la posibilidad de desarrollar un hábito amplexoide de crecimiento. El tamaño de los ejemplares es medio-grande y la densidad septal alta (15mm de diámetro por 36 SM). La microestructura está caracterizada por ser abierta y continua de naturaleza lamelar-fibrosa".
- *Comentario*: En esta Tesis corregimos la separación entre *Zaphrentoides?* aff. *neogriffithi* y *Zaphrentoides?* sp.1 de RODRÍGUEZ & FALCES (1992), así como la incorrecta utilización en dicho trabajo de la especie *Z. neogriffithi*, en cuyo lugar deberíamos haber colocado *Z.? griffithi*.

***2-2-1-1) *Material*.-**

Además de haber recogido más material en la cuenca de los Santos (parte del mismo, -el siglado como SAN-, corresponde a la colección del doctor J. RINKLEFF), el material anterior ha sido estudiado en profundidad con numerosas secciones seriadas así como láminas ultrafinas. En total disponemos de una media de tres secciones transversales en lámina delgada por ejemplar (22 ejemplares) y secciones longitudinales de aquellas formas con un mayor desarrollo de tábulas, así como seis láminas ultrafinas que abarcan todas las orientaciones requeridas.

Los 22 ejemplares son los siguientes (el orden sigue los niveles estratigráficos en sentido creciente -hacia techo-, y dentro de cada nivel, los tamaños en sentido también creciente; en negrita los ejemplares con LU):

-Unidad cuatro: LAI-71, LAII/4-10, LAI-65, SANaa-4, LAI-36, LAII/4-?, LAI-55, **LAI-95**, LAI-58, LAI-45, SANaa-40, CA/43-2, LAI-44, LAI-68, LAI-110, LAI-52, LAI-53 y **LAI-50**.

-Unidad seis: LP1/7-35, SANbb-30 y LP2/8-6. Los ejemplares LAII/4-10 y principalmente LP1/7-35, son los más cercanos a la segunda especie.

La relación entre ambos grupos de formas a través de estos ejemplares será discutida más adelante. Esta discusión está acompañada de la figuración de 13 de los 22 ejemplares, esquemas microestructurales y un cuadro (común para las dos especies distinguidas en Los Santos) cualitativo en el que expondremos la variabilidad (fig. 28). Los datos numéricos de diámetro/número de septos están incluidos en la tabla adjunta, junto al resto de ejemplares de *Cania*, al final del capítulo.

***2-2-1-2) Forma externa** (fig. 36).-

Corales de tamaño moderado a grande (de 2,5cm a 4,5 cm de longitud, con diámetros alares que oscilan entre 13 y 25mm).

Forma trocoide abierta con curvatura marcada y borde calicular oblicuo a excepción de aquellos ejemplares con tendencia levemente cilíndrica (LAI-58 ó LAI-68), cuyo borde calicular es casi recto.

La profundidad del cáliz es moderada (de 1/3 a 1/4 de la longitud total), y la muralla, lisa, sin que lleguen a observarse grandes constricciones.

Tampoco han sido apreciados fenómenos de rejuvenecimiento, ni estructuras de adaptación al sustrato.

***2-2-1-3) Morfología interna** (figs. 24 y 25, lám. IV, figs. 1 al 7).-

El desarrollo hacia el cáliz es similar al descrito para *Caninia cornucopiae* (ver CARRUTHERS 1908 y HUDSON 1943b y d y nuestra nota 1ª al pie de la pag.1) pero los términos observados nunca superan estructuralmente el comienzo de la fase *cornucopiae*, y por tanto, aunque pueda aparecer desarrollo parcialmente amplexoide, no se observan disepimientos.

En los cortes obtenidos en la base del cáliz de los ejemplares, la fase más observada es generalmente *dumonti* más o menos avanzada. Sólomente los ejemplares LAIII/4-?, LAI-58, y LAI-50 (fig. 24-3, 4 y 2 respectivamente) desarrollan términos mayores, propios ya de la fase *cornucopiae*.

Los diámetros máximos de cortes caliculares varían entre 12 y 20mm con la excepción de algún ejemplar que llega hasta más de 23mm (LAI-50, fig. 24-4). El número septal para estos diámetros oscila entre 30 y 38 septos mayores. La dispersión de los valores es moderada (ver gráfico 1) estando la media alrededor de 15,5mm de diámetro por 36 SM.

Esta densidad septal es algo mayor a la de *Caninia cornucopiae* s.s. (32-33 septos mayores a los 15mm) y claramente más alta que la de las especies asociadas a la misma y definidas por HUDSON 1943b y d (*C. heterophyllia*, 26 SM a los 12mm -no supera este diámetro- y *C. lanceolata*, 28 septos mayores a los 15mm) así como de la de *Cania pseudoheterophyllia* sp. nov., que trataremos más adelante.

Las fórmulas septales no muestran aceleración antípoda, siendo lo más corriente que, a pesar de la alta densidad septal, el número de septos en ambas regiones esté igualado (una fórmula septal típica podría ser 8-7/7-7, la variabilidad está entre 4 y 7 septos mayores en los cuadrantes cardinales y 5-8 en los antípodas). Por otro lado, las irregularidades en la distribución septal son corrientes, de modo que la simetría en la fórmula no suele ser alta; esta característica se correlaciona con diferenciaciones también irregulares en las longitudes septales (LAI-44, lám. IV, fig. 5a).

La forma del septo es de base ancha, estrechándose gradualmente hacia el eje. Este estrechamiento es homogéneo y los septos cuando no son sinuosos tienen aspecto de espada.

La única excepción la constituye LAI-53 (fig. 25-2), cuyos finales axiales son ropaloides. Los contornos septales de dicho ejemplar, anormalmente engrosados, no se distinguen con luz

paralela. Otras anomalías en la forma septal se refieren a un trazado más o menos sinuoso y de distribución heterogénea (por ejemplo CA/43-2 o LAI-44, figs. 25-4 y 25-1 respectivamente).

Hacia el cáliz puede desarrollarse (por ejemplo CA/43-2, fig. 25-4), una apertura inconstante de la zona axial, claramente diferente de la apertura axial que describiremos para la especie siguiente.

Los septos menores no llegan a desarrollarse, a excepción de unas muy leves crestas septales en la zona más alta de los cálices adultos.

La variabilidad observada en los caracteres morfológicos principales queda expresada en el cuadro adjunto (fig. 28), en el que hemos dejado como carácter fijo el tamaño y los diámetros máximos crecientes, creando una sucesión con todos los ejemplares, alrededor del que representamos los valores de los demás rasgos, como son el nº septal máximo, la fase de crecimiento alcanzada y su relación con el desarrollo amplexoide y el septo cardinal, y por último el aspecto de la zona axial.

2-2-1-4) *Ontogenia y variabilidad.

El desarrollo de la geometría antipinnada se observa desde los cortes más apicales. Esta geometría es opuesta a la típicamente zafrentoide de un hapsifilido. Esta observación coincide con la realizada por HUDSON (1944c, pag. 195) respecto a las fases juveniles en *Caninia cornucopiae* e indica la escasa relación entre ambos grupos. El desarrollo de las fases es como sigue (ver cuadro adjunto, fig. 28):

***2-2-1-4-1) Fase *vermicularis*.**

La fase *vermicularis*, entendida como la fase de geometría antipinnada en la que la zona axial está ocupada por los finales septales, con un antípoda más largo que los demás y un cardinal de tamaño comparable al resto de metaseptos, se desarrolla ampliamente, llegando hasta los 9-13mm de diámetro y 27-36 septos mayores.

Es decir que en ejemplares como LAI-45 (fig. 25-6), esta fase alcanza diámetros típicamente adultos (15mm), mientras que en otros casos, como LAIII/4-? (fig. 24-3), *vermicularis* desaparece por debajo de los 9mm. La variabilidad en la extensión de esta fase queda expresada en el cuadro adjunto nº1, así como la distribución de las distintas fases respecto al diámetro.

La tipología *vermicularis* tiene estructuras muy gruesas, sin que aún se observen adelgazamientos en ninguno de los cuadrantes. Ejemplares como LAII/4-10 (fig. 24-6) y LP1/7-35 (fig. 24-5), que sólo desarrollan esta fase y el comienzo de la siguiente, tienen un tamaño menor y son considerados como ejemplares juveniles.

Figura 24.- Morfología interna en *Cania griffithoides*.-

1A-B.- Holotipo de la especie, LAI-95.

2A-C.-Ejemplar LAI-58.

3A-D.- Ejemplar LAIII/4-? (ejemplar amplexoide de pequeño tamaño).

4A-B.- Ejemplar LAI-50 (ejemplar amplexoide de gran tamaño).

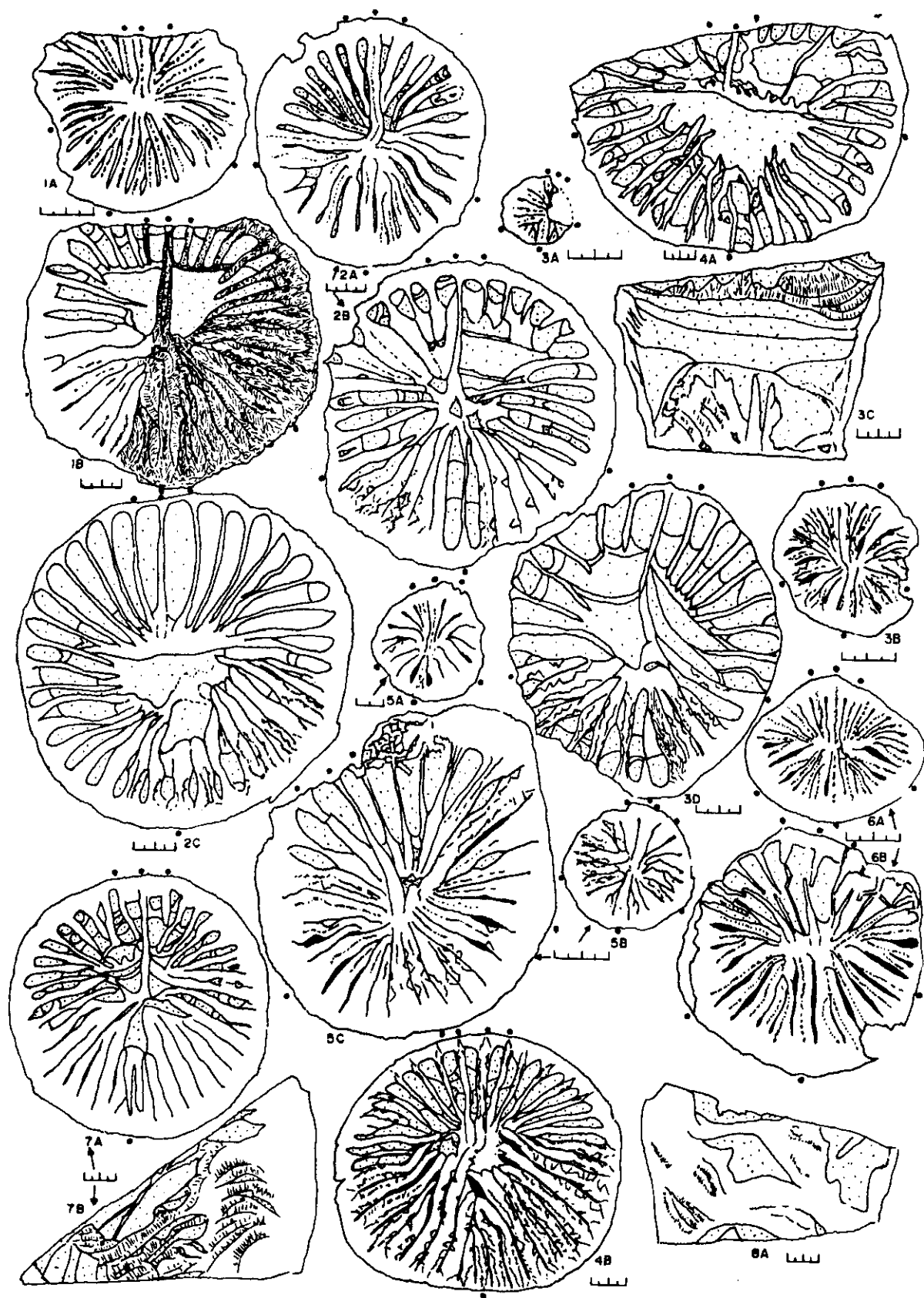
5A-C.- Ejemplar LP1/7-35.

6A-B.- Ejemplar LAII/4-10.

7A-B.- Ejemplar LAI-68.

8A.- Ejemplar LAI-44 (sección longitudinal, ver figura 25-1, que corresponde a las sec. transversales).

Las escalas en ésta y todas las demás figuras con secciones muestra divisiones menores de 0.5 mm y mayores de 1 mm., salvo que se indique expresamente lo contrario.



*2-2-1-4-2) Fase *dumonti*

.-La evolución de la fase *vermicularis* hacia el cáliz en individuos con un mayor grado de desarrollo, da paso a la fase *dumonti*, que en nuestro material consiste en el progresivo adelgazamiento diferencial de los sectores antípodos y el comienzo del desarrollo de la fósula cardinal.

El adelgazamiento de los sectores antípodos, progresa dando paso a la formación de tábulas. Estas tábulas, que aparecen casi exclusivamente en la zona antípoda, son completas, abombadas o planas, concordantes con la base del cáliz (que es oblicua) y algo inclinadas en los bordes externos.

Con el avance de la ontogenia, desarrollan rápidamente la tendencia a un crecimiento amplexoide que únicamente llega a afectar a los metaseptos de dicha región a excepción del antípoda, que queda unido a la zona axial hasta la misma base del cáliz. Al retirarse, puede suceder (ver por ejemplo 3ª sección de LAI-44, fig. 25-1) que el extremo axial del septo antípoda quede unido a los cuadrantes cardinales, mientras el resto del mismo desaparece.

La fósula cardinal comienza a formarse a la par que el desarrollo de los adelgazamientos. Mientras tanto, el acortamiento del septo cardinal en esta fase es lento y no llega a ser notablemente marcado, reduciéndose en general, cómo máximo a 1/2 de la longitud de los adyacentes (una excepción la constituye la sección de crecimiento irregular previa a la base del cáliz de LAI-44, fig. 25-1).

Los septos en los cuadrantes cardinales se mantienen gruesos, más o menos apartados de la zona axial, aunque se desarrollan, como respuesta al crecimiento antipinnado, longitudes dispares, entre las que suele destacar sobre los demás, algún metasepto hacia la mitad del cuadrante (3ª y/o 4ª), quedando alguno de los adyacentes acortado.

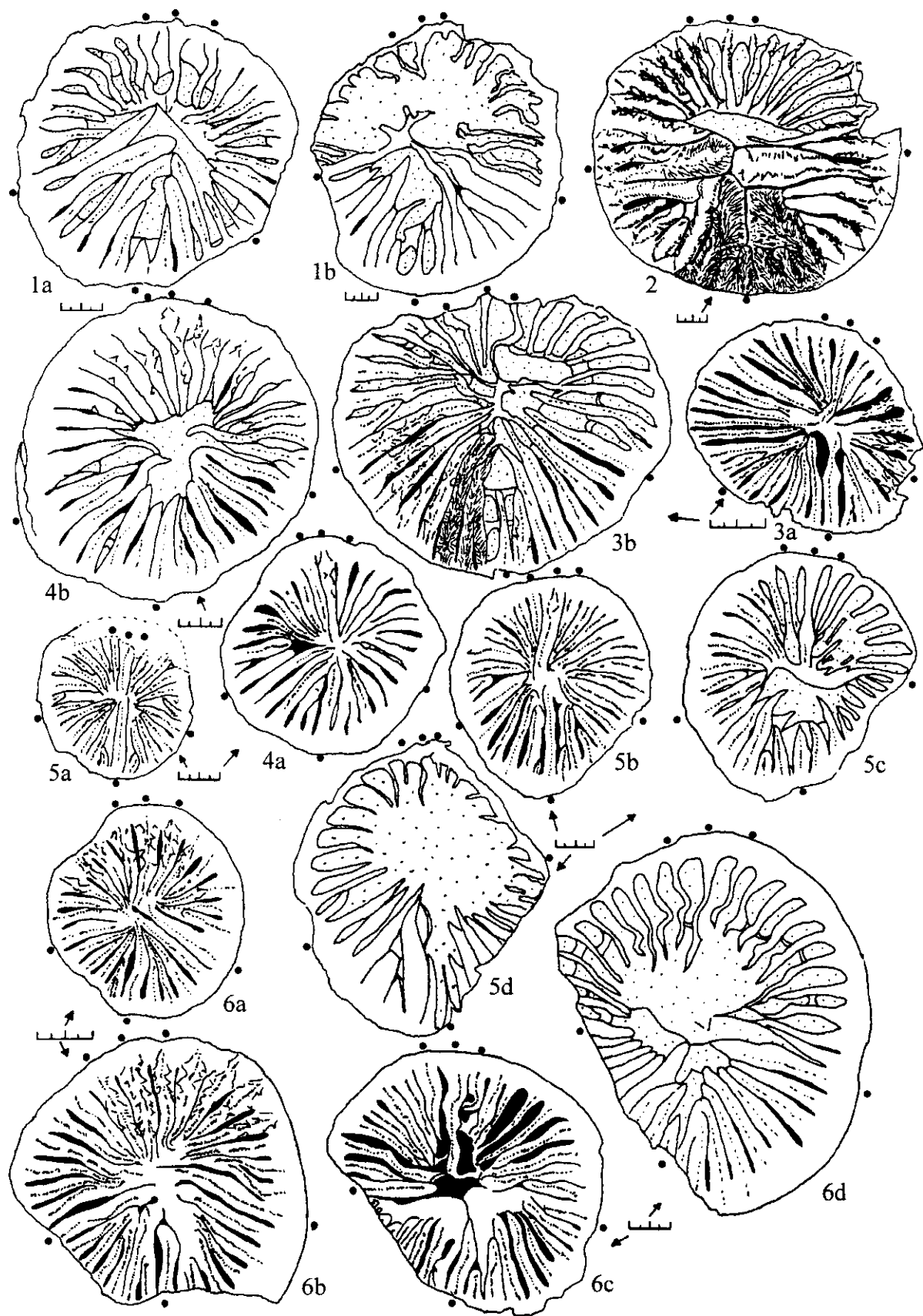
*2-2-1-4-3) Fase *cornucopiae*.-

Los ejemplares que superan por completo la fase *dumonti*, como son LAIII/4-?, LAI-50, LAI-58 y LAI-68 (ver cuadro adjunto, fig. 28), alcanzan también la reducción completa del septo cardinal así como el adelgazamiento de los cuadrantes adyacentes al mismo, mientras en el lado antípoda el septo antípoda sigue llegando hasta el eje. De este modo el carácter amplexoide tiende a generalizarse y el tabulario se hace casi horizontal.

Sin embargo las estructuraciones amplexoides, si bien suelen corresponder a individuos de mayor tamaño, a veces parecen desarrollarse independientemente del diámetro alcanzado por el ejemplar (ejemplares como LAI-50, con 17-25mm de diámetro y 37 septos mayores, frente a otros como LAIII/4-?, con 9-14mm de diámetro y 25-30 septos mayores, ambos en la fig. 24).

Figura 25.- Morfología interna en *Cania griffithoides*.-

- 1a-b.- Ejemplar LAI-44 (ejemp. irregular).
- 2.- Ejemplar LAI-53 (ejemp. patológico con septos sin límites precisos y de desarrollo ropaloide).
- 3a-b.- Ejemplar LAI-65. Secciones seriadas.
- 4a-b.- Ejemplar CA/53-2. Secciones seriadas.
- 5a-c.- Ejemplar LAI-36. Secciones seriadas.
- 6a-d.- Ejemplar LAI-45. Secciones seriadas.



***2-2-1-4-4) Evolución de la zona axial durante la ontogenia. -**

La región axial muestra en algunos ejemplares la tendencia descrita para *Caninia cornucopiae*, en la que se forma una zona axial, libre de septos. Dicha región axial sin embargo es diferente a la típica de *Caninia cornucopiae* s.s., en el sentido de que se forma como una apertura por reducción estereoplásmica, siempre irregular, de la zona axial de la fósula cardinal, sin que el septo K llegue a retirarse.

En ejemplares como CA/43-2 ó LAI-44 (ambos en la fig. 25) con una fase *vermicularis* muy desarrollada, esta apertura axial puede aparecer localmente hacia el final de la misma y después desaparecer. El aspecto irregular quizás es debido a la disparidad de longitudes observadas entre los metaseptos cardinales. Esta apertura axial observada únicamente en seis ejemplares, es claramente diferente de aquella otra que describiremos para *Cania pseudoheterophyllia*.

***2-2-1-5) Observaciones microestructurales. -**

En lámina delgada convencional la microestructura de esta forma resulta típicamente fibrosa en *jet d'au* (extinción ondulante de la región axial del septo), con septos abiertos sin LMN y con los bordes septales externos algunas veces repletos de dominios triangulares, seguramente remarcados por la alteración diagenética posterior.

En detalle la verdadera naturaleza de los septos, al igual que en el caso del género *Cyathaxonia* (ver apartado correspondiente), no está directamente relacionada con el tejido fibroso o con el tipo de microelemento, si no más bien con el tipo de construcción que se verifica en la cresta septal. Como describimos en la parte sobre nomenclatura, denominamos a dicho tipo de septos, septos continuos o abiertos, pues su tendencia general es la de no mostrar una dualidad de fases meso-estereoplasma, ni contactos suturados con el tejido de la muralla.

Las partes internas o zonas de eje de los septos están constituidas por fascículos de microelementos difusos e interpenetrados (à bosselures) de tendencia fibrosa. Dichos fascículos se apilan y empaquetan de forma irregular y apretada sin referencia a ningún centro de calcificación (fig. 26-4, 5 y 6, lám. VI-A y C y lám. I-F). Este eje fasciculado de naturaleza fibrosa, está remarcado en lámina convencional por acumulaciones de inclusiones que forman una línea de sombra irregularmente desarrollada (ver distintos detalles en la lám. IV de morfología interna).

La homogeneidad total del septo continuo rara vez es completa, siendo normal una segregación incipiente de fases. Esta segregación corresponde a las zonas triangulares discordantes observadas en las partes externas del septo. En tales dominios podemos observar que se desarrollan elementos típicos de un estereoplasma de tendencia discordante respecto al ángulo general del mesoplasma, con tridentes en la zona interna y fibras en la zona externa (fig. 32-3 y lám. VI-B).

Figura 26.- Morfología interna en *Cania pseudoheterophyllia* (forma A) y microestructura de LAI-95 (*C. griffithoides*).

1a-d.- LP2/8-8

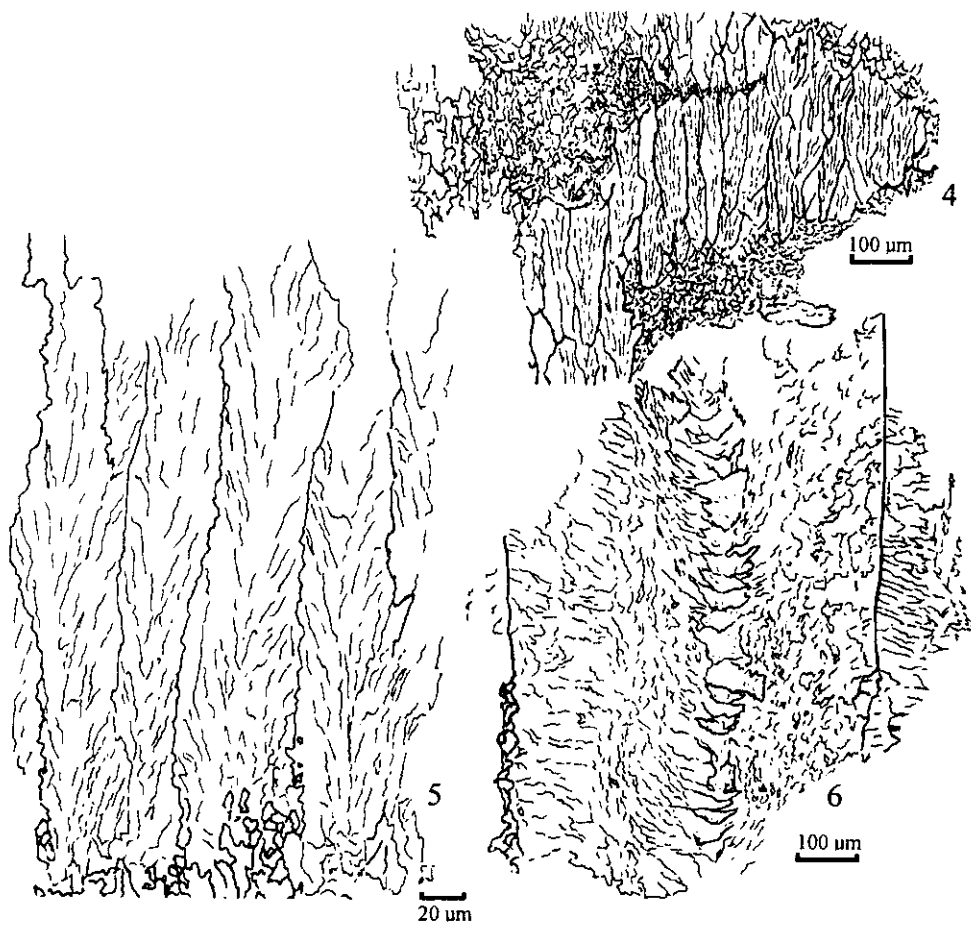
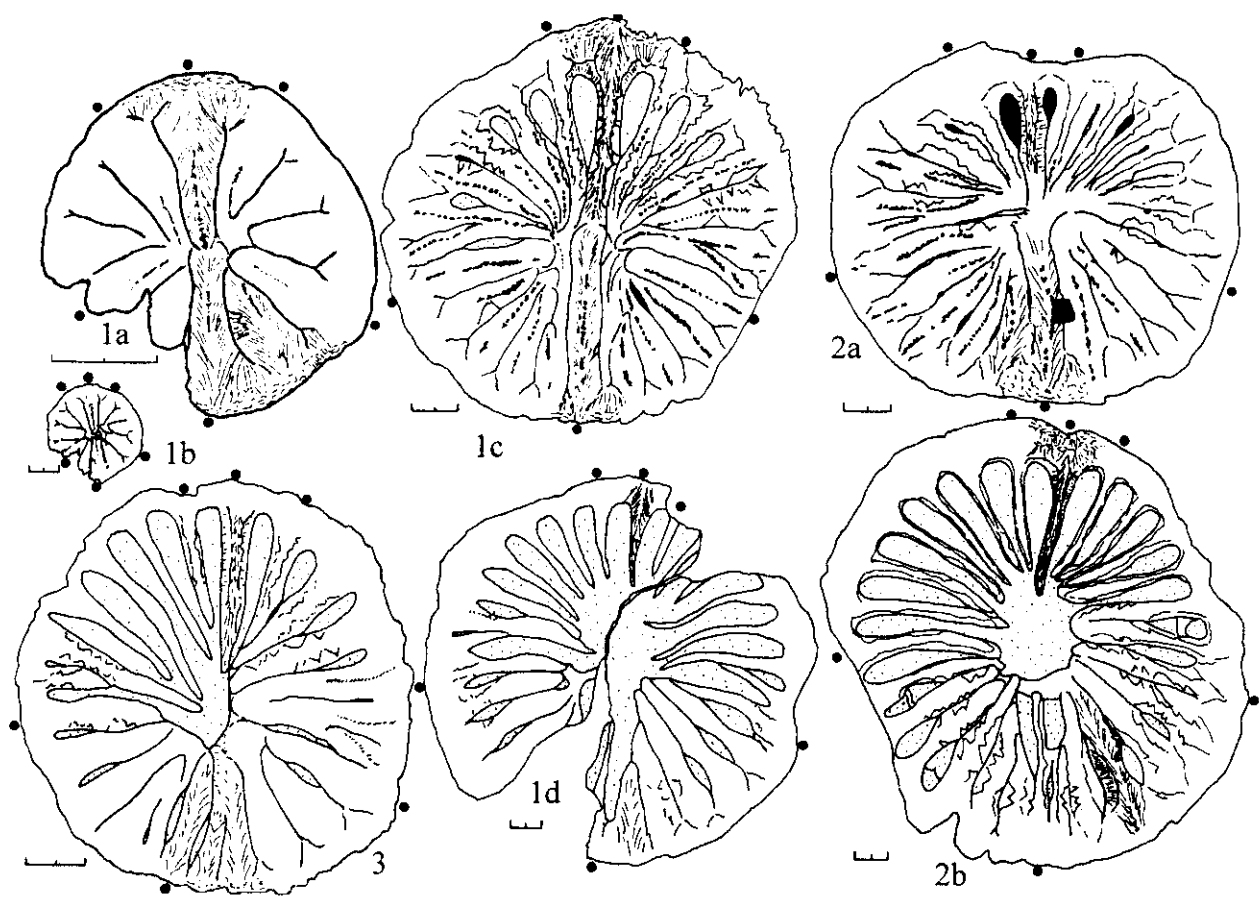
2a-b.- LP2/8-55 (Holotipo).

3.- LP2/8-32

4.-LAI-95.- (sección longitudinal) toma general de los fascículos de eje (los fascículos están orientados hacia el eje del coral, no hacia el cáliz, una orientación más realista en Lám. VI, fig. C).

5.-LAI-95.- Detalle de los fascículos de eje, tomada de la fig. anterior (ver Lám.I, fig. F).

6.-LAI-95.- Aspecto de un septo continuo en sec. longitudinal algo oblicua (los fascículos de eje están cortados casi perpendiculares y el tejido que recubre se dispone en falso diedro).



Estos dominios muchas veces están efectivamente retocados por la coalescencia de los elementos en la base de la región, como efecto de una recristalización leve (ver lám. de tafonomía, XXXV-L).

Los fascículos de eje tal como pueden observarse en sección ultrafina longitudinal alar (fig. 26-4, 5 y 6), están fuertemente empaquetados, siendo bastante verticales (ángulo cercano a los 75°) y con dimensiones considerables (alrededor de 300 micras de longitud por 50 micras de anchura). Los elementos presentan en el conjunto del fascículo, extinción ondulante y bordes difusos interpenetrados. Tomar medidas de los elementos es bastante subjetivo debido a su indefinición, aunque un valor aproximado podría ser 30-40 micras de longitud y 4-6 micras de sección.

Los elementos que recubren los fascículos de eje, son de naturaleza lamelar y tienen, en corte transversal y longitudinal perpendicular, tamaños crecientes hacia la zona externa del septo, sin llegar nunca a pasar de las 50 micras de longitud y las 9-12 micras de espesor. Las curvaturas y contornos son suaves, y en las zonas más externas dan paso a elementos fibroides (lám. VI-C).

La disposición del tejido lamelar marca un ángulo con el eje septal, pudiendo decirse que existe una organización en diedro abierto hacia el eje y hacia el cáliz. Dado que las lamelas suaves dan paso en las zonas externas a elementos de tipología tridente fibrosa, con dirección de crecimiento perpendicular a las mismas, al conjunto de la organización no se le debe llamar diedro abierto, sino más bien disposición en falso diedro (ver capítulo de nomenclatura).

Las líneas de impurezas o líneas de sombra marcan en detalle, en lámina convencional, los fascículos individuales. Dichas líneas son más notables en las secciones inferiores, cuando todavía no han progresado los adelgazamientos antípoda. Hacia el cáliz y principalmente en dichas zonas de adelgazamiento antípoda, las líneas de impurezas suelen desaparecer, quedando únicamente ejes brillantes en los que muchas veces se atenúa la naturaleza fasciculada y las fibras se organizan de un modo continuo.

La asociación de las líneas de sombra con los fascículos de eje parece tener que ver, a la luz de las observaciones realizadas, con el tamaño, desarrollo y continuidad de los mismos. Así cuando los fascículos son largos y amplios (secreción más constante) las líneas de sombra tienden a desaparecer, limitándose a pequeñas manchas en el ápice del fascículo (regiones caliculares más abiertas); si por el contrario, los fascículos son cortos y finos, las líneas de sombra son densas y conspicuas (regiones apicales, más densas y cerradas).

La construcción de la muralla externa es variable. En la tipología más sencilla la muralla es muy fina, de carácter lamelar y sin organización mayor aparente. Esta capa externa da paso a bases septales, que son anchas y rara vez muestran suturas laterales, es decir que crecen sin formar ángulos con la incipiente muralla.

En este tipo de murallas propias de septos continuos (ver *Cyathaxonia*), la complicación de la estructura se basa en el engrosamiento debido a la repetición y escalonamiento en la producción de sucesivas capas de epiteca lamelar y bases septales fibrosas. Hay casos en los que las capas lamelares están más desarrolladas, pudiéndose observar zig-zag incipiente. El máximo de capas es de tres (ejemplar LAI-58, fig. 24-2), y los mayores grosores son alcanzados generalmente gracias a la expansión de las bandas fibrosas.

Los elementos lamelares son pequeños y poco o nada ondulosos, los elementos fibrosos son discontinuos e íntimamente relacionados con las lamelas de la capa anterior. Las lamelas no son gruesas y recurvadas, sino más bien similares a las descritas para los flancos septales.

***C-2-2-2) *Cania pseudoheterophyllia* sp. nov.**

- Sinonimia:** parte de los ejemplares incluidos en *Zaphrentoides? aff. neogriffithi* RODRÍGUEZ & FALCES, 1992, son incluidos en esta especie nueva.
- **Derivatio nomini:** el nombre hace referencia a la semejanza con la especie *Caninia heterophyllia* HUDSON, 1943b, del Viseense inferior de Yorkshire.
- **Holotipo:** El holotipo elegido es LP2/8-55, que puede ser considerado intermedio entre las dos formas diferenciadas, A y B.
- **Diagnosis:** "*Cania* caracterizada por no superar en su desarrollo caninoide la fase *Dumonti*. En lugar de seguir un camino caninoide en sentido estricto, los estadios ontogénicos avanzados desarrollan una fase alternativa basada en el desarrollo de un hueco axial. La densidad septal es baja (12-14mm de diámetro por 27-29 septos mayores). La microestructura es abierta y continua, de naturaleza microfibrosa, aunque existe la posibilidad de desarrollar mesoplasmas independizados de morfología vermicular (lados paralelos) y estereoplasma asociado fibronormal".
- **Comentario:** la especie es cercana a *Caninia heterophyllia* HUDSON, 1943b, de la que se diferencia por la tendencia al desarrollo de un hueco axial hacia el cáliz.

2-2-2-1) *Material.

En Los Santos las tendencias morfológicas dividen a los ejemplares en dos grupos diferentes. Denominaremos formas A y B a tales grupos.

Los ejemplares son (el orden sigue los niveles estratigráficos en sentido creciente -hacia techo-, y dentro de cada nivel, los tamaños en sentido también creciente; en negrita los ejemplares con lámina ultrafina), A: LAII/4-5, LAI-92, LP2/8-8, 32, 55, SANba-3, 21 y 43; B: LP1/7-46, **LAI-113**, LAII'-3, SANaa-37, LP2/8-62 y **LAII/4-17**. Los ejemplares LAII/4-5 y LAI-92 son algo diferentes, aparentemente individuos juveniles, unicamente desarrollados hasta la fase *vermicularis*. La microestructura, como veremos más adelante, los incluye de momento en este grupo que nos ocupa, aunque sus datos biométricos y morfológicos podrían ser considerados diferentes.

***2-2-2-2) *Forma externa* (fig. 36).-**

Las formas de este grupo son algo más pequeñas que las de *C. griffithoides* (no pasan de los 25-38mm de longitud por 15-18mm de anchura -la media se sitúa a los 13mm-).

Tienen hábitos menos abiertos y la oblicuidad del cáliz está poco marcada. A pesar de todo, en los ejemplares de la forma B, se observan también casos con crecimiento de tendencia cilíndrica (LP2/8-62, LAII/4-17).

Como en la especie anterior, la muralla externa es lisa y tampoco se observan rejuvenecimientos marcados o adaptaciones notables al sustrato.

***2-2-2-3) *Morfología interna* (figs. 26 y 27 y lám. V).-**

Al igual que el grupo anterior, esta segunda forma basa su desarrollo general en la evolución de la disposición antipinnada típica de las fases iniciales de *Caninia cornucopiae*.

Sin embargo, a diferencia de *C. griffithoides*, este grupo verifica todo su desarrollo

caninoide antes de completar la fase *dumonti*. Esto equivale a decir que la formación de la fósula cardinal se retrasa, y el septo cardinal es conspicuo hasta la misma base calicular.

Los ejemplares LAI-92 (6,5mm por 20 septos mayores) y LAII/4-5 (7mm por 24 septos mayores) han sido incluidos en este grupo como formas juveniles por su microestructura (microfibrosa o aterciopelada), aunque esta asignación sea discutible, pues el parecido de las mismas con secciones del mismo diámetro de otros ejemplares, tanto de *C. griffithoides* como de *C. pseudoheterophyllia*, es limitado. Ambos ejemplares son de disposición más radial y no se observa ninguna diferenciación fosular, aunque su densidad septal es coherente con los demás. Dada la escasez del material asumimos de momento que ambos ejemplares están incluidos o son cuando menos cercanos, al presente grupo.

En *C. pseudoheterophyllia* las tábulas son más escasas (excepción hecha, como veremos, de los ejemplares LAII/4-17, fig. 27-5 y LP2/8-62, fig. 27-3), y el adelgazamiento de los cuadrantes antípodas está reducido. No se observan por tanto los desarrollos semiamplexoides de *C. griffithoides*, si bien aparece otra tendencia que describiremos a continuación.

La forma B está caracterizada morfológicamente por una tendencia a la diferenciación de una zona axial regular que hacia el cáliz queda libre de septos. Esta puede alcanzar un buen desarrollo, y cuando el coral tiene una frecuencia de tábulas reseñable, éstas se disponen horizontales e incluso ligeramente deprimidas. Esta región no es amplexoide y su carácter más bien recuerda a un aulos incipiente (ver fig. 27-5a,b). En dicha zona axial abierta y libre de septos, a diferencia de *C. griffithoides*, el septo antípoda queda totalmente retirado, igualándose en longitud con los demás metaseptos.

En cuanto a la densidad septal, correlacionar un tamaño menor con un número menor de septos podría hacernos pensar que ambas agrupaciones, tanto *C. griffithoides* como *C. pseudoheterophyllia*, pertenecen a un mismo plexo de variación y que la segunda podría corresponder a especímenes juveniles de una agrupación mayor formada por ambas. La morfología de ejemplares como LP1/7-35 (fig. 24-5) de *C. griffithoides* apoyarían este paso gradual.

Sin embargo existe una amplia región de solapamiento en los tamaños en la que podemos definir la diferencia en densidad septal. Así entre los 11 y los 18mm de diámetro podemos localizar la mayoría de los ejemplares de ambos grupos. En dicho intervalo, *C. griffithoides* oscila entre los 30-38 septos mayores y *C. pseudoheterophyllia* entre 26-32 septos mayores, existiendo ejemplares como LAII/4-17 con 18mm y 32 septos mayores en ésta última, frente a otros de *C. griffithoides*, como LAI-110, con 17mm por 38 septos mayores. Se infiere por tanto que ambos grupos tienen densidades septales diferentes (ver cuadro de la fig. 28).

El desarrollo de los septos menores es muy escaso; al igual que en *C. griffithoides*, sólo se observan leves crestas septales en las zonas más altas de los bordes caliculares.

Figura 27.- Morfología y microestructura en *Cania pseudoheterophyllia* (forma B).-

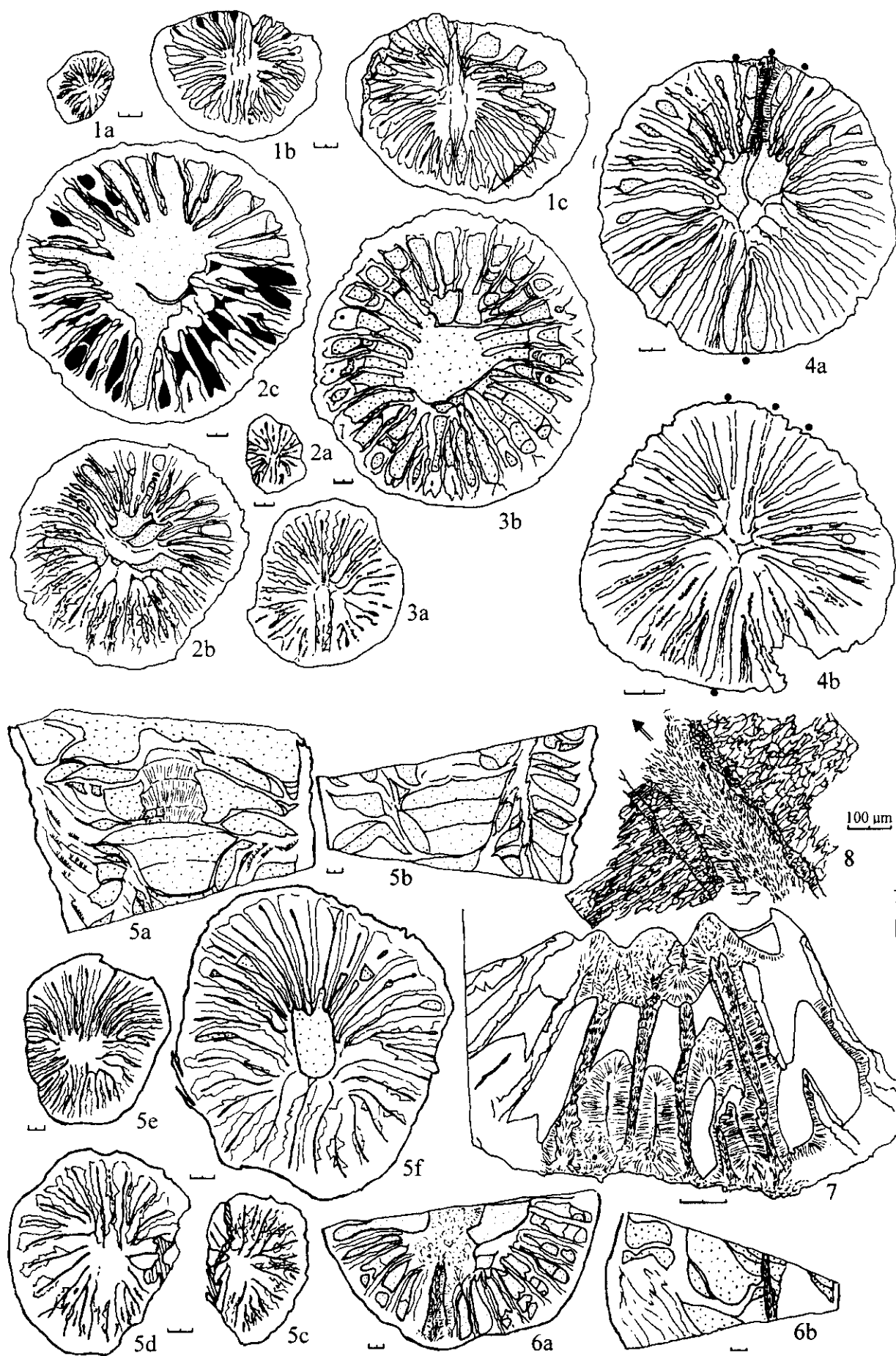
1a-c.- LP1/7-46 (forma intermedia, por un lado sin desarrollo de apertura y por otro con separación meso-estereoplasma de tipo vermicular).

2a-d.- LAII'-3. 2d, organización microestructural con secreción y subdivisión patológica del mesoplasma.

3a-b.- LP2/8-62.

4a-c.- LAI-113. 4-c, detalle microestructural basado en la Lám. VI, fig. D.

5a-h.- LAII/4-17. Obsérvese en la fig 5a-b el cambio en la región axial, que pasa de ser aular a desarrollar un relleno estereoplásmico de la misma de aspecto columnar.



***2-2-2-4) Observaciones microestructurales.-**

La construcción microestructural de *C. pseudoheterophyllia* es muy cercana a la que exponíamos detalladamente para *C. griffithoides*. Así básicamente podemos decir que, como en aquella, los septos son continuos y abiertos (en chorro), de naturaleza micro-fibrosa (en este caso los elementos lamelares suaves casi no se desarrollan).

La diferenciación mesoplasma-estereoplasma, sin embargo muestra una distribución peculiar, con la existencia de dos tipologías distintas, que junto al desarrollo de la zona axial abierta, han inspirado la distinción entre dos sub-formas diferentes A y B.

La primera de ellas muestra una microestructura microfibrrosa homogénea (lám. V-2, 3 y 4), la otra por el contrario desarrolla el máximo de diferenciación, dando lugar a los ejemplares en los que el mesoplasma vermicular está mejor representado (lám. V-6 y 7).

El mesoplasma vermicular parte de una disposición inicial continua, pasando por estadios intermedios en la ontogenia en los que su forma es más bien aserrada. La secuencia de variación no es siempre lineal, pudiéndose observar reversiones (LAI/4-17 ó LAI'-3, Lám. V-6 y 7).

En el cáliz el mesoplasma vermicular, se llegan a observar procesos de segregación y subdivisión (en cierto modo la estructura es paralela a la de los "stirn zone" observables en grupos fibronormales con gran desarrollo de LMN). En nuestro caso es todo el grosor vermiforme y fibroso del mesoplasma el que se subdivide en frentes de crecimiento axial, frente a la subdivisión de la LMN mucho más estrecha.

El estereoplasma que rodea el avance vermiforme del eje septal, es marcadamente fibronormal. En el ejemplar LAI'-3 los mesoplasmas llegan a fragmentarse de una manera patológica (ver fig. 27-2d).

La consideración de las formas A y B como especies diferentes, se hace complicada pues existen ejemplares sin mesoplasma vermicular que desarrollan la tendencia a un eje libre, si bien sin aparición de tábulas (principalmente LP28-55, fig. 26-2) pero el cambio es gradual, ver tablas de variabilidad); mientras que existen ejemplares con el eje totalmente cerrado que desarrollan ampliamente la diferenciación vermicular (principalmente LP1/7-46, fig. 27-1) aunque el cambio también es gradual, ver tablas de variabilidad). Dada la citada gradualidad en ambos rasgos pensamos que con los ejemplares disponibles actualmente, es imposible argumentar una separación entre ambos grupos.

A un nivel de observación de mayor aumento, son varias las diferencias que resaltan respecto a *C. griffithoides*:

Existe un mayor desarrollo de la microestructura microfibrrosa, en la que los microelementos más abundantes son pequeñas fibras de mesoplasma. Sin embargo, las lamelas de contorno suave o escutelladas, que dan lugar a fibras de gran tamaño, descritas para la especie anterior, están claramente menos desarrolladas o no se observan. Esto da un aspecto más "aterciopelado" a los septos homogéneos de esta morfología.

Esta diferencia microestructural presenta un rango similar a la observada entre *Cyathaxonia rushiana* y *Cyathaxonia cornu*.

Los septos vermiculares muestran un mesoplasma también aterciopelado, es decir microfibrroso (aunque en sus zonas externas los elementos son más lamelares), pero el estereoplasma es claramente fibronormal con un franco desarrollo de fibras grandes de estereoplasma, cuya dirección principal es claramente ortogonal respecto al mesoplasma (LAI-113, fig. 27 y lám VI-E y F).

Las líneas de impurezas, menos desarrolladas que en *C. griffithoides*, aparecen principalmente en los septos homogéneos, aunque en casi todos los ejemplares tienden a

desaparecer hacia el cáliz (ver evolución de LAI-113, fig. 27-4). Su desarrollo es también por tanto moderado. En las partes vermiculares de aquellos septos que desarrollan esta tendencia, no hay lugar para el desarrollo de líneas de sombras, ya que parecen no existir ápices fasciculares, siendo la estructura interna en chorro a gran escala (por ejemplo, SANaa-37, en lám. VI-6).

*C-2-2-3) *Discusión para el grupo 1º en Los Santos.*

Los grupos que hemos diferenciado parecen estar bien caracterizados tanto por criterios morfológicos clásicos como criterios microestructurales. Así, pensamos que corresponden a especies diferentes, aunque íntimamente relacionadas.

La separación total sólo es menos evidente, por la existencia de ejemplares como LP1/7-35 (fig. 24-5) y LAII/4-10 (lám. IV-4) cuya morfología y fase de crecimiento desarrollada es propia de *C. pseudoheterophyllia*, forma A. La apariencia de la microestructura es también ambigua (LP1/7-35 parece más vermicular que el resto) y sólo la densidad septal más alta, nos hacen pensar que son más bien juveniles de *Cania griffithoides*.

Los ejemplares de pequeño tamaño LAI-92 y LAII/4-5, son incluidos en *C. pseudoheterophyllia* por la microestructura microfibrosa, aunque con dudas por sus diferencias morfológicas con secciones de diámetro similar en dicho grupo. Queda abierta la posibilidad de que correspondan a otra especie sin más representantes en nuestra colección. Dicho taxón sería a su vez muy cercano a los presentes.

El ejemplar LAI-50 (lám. IV-2), con un tamaño mayor al del resto de los ejemplares, fue separado del grupo principal en RODRÍGUEZ & FALCES (1992, la especie *Zaphrentoides?* sp.1), donde se proponía una posible nueva especie (junto al ejemplar LAI-68, lám. IV-7), caracterizada por el mayor tamaño y un desarrollo amplexoide más amplio. El estudio profundo de la variabilidad en una mayor cantidad de ejemplares, parece indicar que ambos entran perfectamente en los límites del conjunto, idea que se ve contrastada con los caracteres microestructurales, iguales para los dos grupos, con lo que eliminamos de momento dicha separación.

Formas gigantes como LAI-50, respecto a conjuntos con las mismas características pero con un tamaño medio claramente menor, parecen ser la expresión de un fenómeno que no resulta extraño dentro de CRSSD. En nuestra colección aparecen casos similares en muchos grupos. En la bibliografía destacan las descripciones respecto a fenómenos de gerontismo, HUDSON (1943b) ó formas amplexoides gigantes CARRUTHERS (1908) ó HUDSON (1944c). En tales descripciones los ejemplares de tamaño anómalo siempre son minoritarios en las poblaciones.

Cania griffithoides, a parte de sus caracteres microestructurales, se define como una especie de desarrollo caniniforme, típico en todas sus fases, con una densidad septal alta y cuya fase más corrientemente observada es *dumonti* avanzada (ver su posición en el gráfico paleoecológico de la fig. 37).

Por contra, *C. pseudoheterophyllia* se definiría como una *C. griffithoides* que sigue desarrollando, en un proceso de heterocronía, los caracteres juveniles de la misma, alcanzando el estadio adulto sin haberlos superado respecto al modelo caniniforme. Además esta segunda forma desarrolla una "fase" nueva, paralela a lo que sería la parte final de *dumonti* y comienzo de *cornucopiae*, caracterizada por una zona axial abierta casi aular (ver posición en la fig 37).

La microestructura evoluciona también de un modo distinto, marcando más claramente

la diferenciación de fases, con el desarrollo de un mesoplasma vermicular, y una naturaleza microelemental algo diferente, con septos microfibrosos (aterciopelados), frente a septos lamelar-fibrosos de *C. griffithoides*.

La diferenciación de fases microestructurales meso-estereoplasma, alcanza su máxima expresión en la forma B de *C. pseudoheterophyllia* con el desarrollo del citado mesoplasma vermicular. Dicho mesoplasma pasa con anterioridad por un estadio aserrado de bordes más difusos (por ejemplo SANba-21, lám. V-5), similar al observado principalmente en los cuadrantes antípodas adelgazados de *C. griffithoides*².

El hecho de que *C. griffithoides* sea predominante en la unidad 4 más somera, puede inducirnos a pensar que *C. pseudoheterophyllia* es una variedad ambiental diferente de la misma especie.

Sin embargo observamos que *C. pseudoheterophyllia* tiene ejemplares por igual, tanto en la unidad 4 como en la unidad 6. Además dicha distribución nos muestra que la variedad B (con apertura axial en cierto modo equivalente a la apertura axial amplexoide de *C. griffithoides*) se ha encontrado principalmente en la unidad 4 (excepto LP2/8-62) y que probablemente la diferencia observada entre las variedades A y B se debe, en este caso sí, a una probable diferenciación ambiental.

Según este razonamiento podríamos decir que los ejemplares en la unidad 4 alcanzan en general un mayor desarrollo y apertura tanto en *C. griffithoides* como en *C. pseudoheterophyllia*, dando lugar a la aparición de morfologías semi-amplexoides en la primera y casi-aulares en la segunda, quizás debido a condiciones de crecimiento diferentes (una respuesta diferente a un mismo problema medioambiental puede ser considerado como un argumento más para sostener que realmente se trata de especies distintas).

² La diferenciación meso-estereoplasma debe estar basada en una diferencia de velocidad en la secreción de la región medial del septo (más vertical) respecto a las zonas laterales del mismo. Aquí parece evidente la correlación entre ejemplares con diferenciación de fases y ejemplares axialmente más abiertos, ya sea mediante un desarrollo amplexoide o mediante un hueco axial casi aular, lo que corrobora la idea de que dicha diferenciación estaría propiciada por un cambio ontogénico en la velocidad de secreción relativa entre región medial del septo y sus zonas laterales cuya expresión en la morfología parece ser una apertura axial y un mayor desarrollo vertical de los ejemplares.

***C-2-3) Grupo 1º en la Sierra de la Estrella.**

Los ejemplares del grupo 1º encontrados en la Sierra de la Estrella son cercanos a los descritos en Los Santos, pero se diferencian de éstos en la variabilidad morfológica observada, que divide el conjunto en dos especies principales. Además podemos diferenciar un tercer grupo minoritario, y un ejemplar más, de pertenencia dudosa al conjunto.

La segunda especie y los dos grupos minoritarios poseen morfologías cada vez más alejadas de la organización caninoide. De principio partimos de la hipótesis de que dichas formas, relacionadas entre ellas principalmente por la microestructura y por la identificación de posibles términos en cierto modo intermedios, se constituyen secundariamente a partir del modelo caniniforme. Sus relaciones y las relaciones con el grupo de Los Santos están representadas en las fig. 35 y 37 respectivamente.

***C-2-3-1) *Cania simplex* sp. nov.**

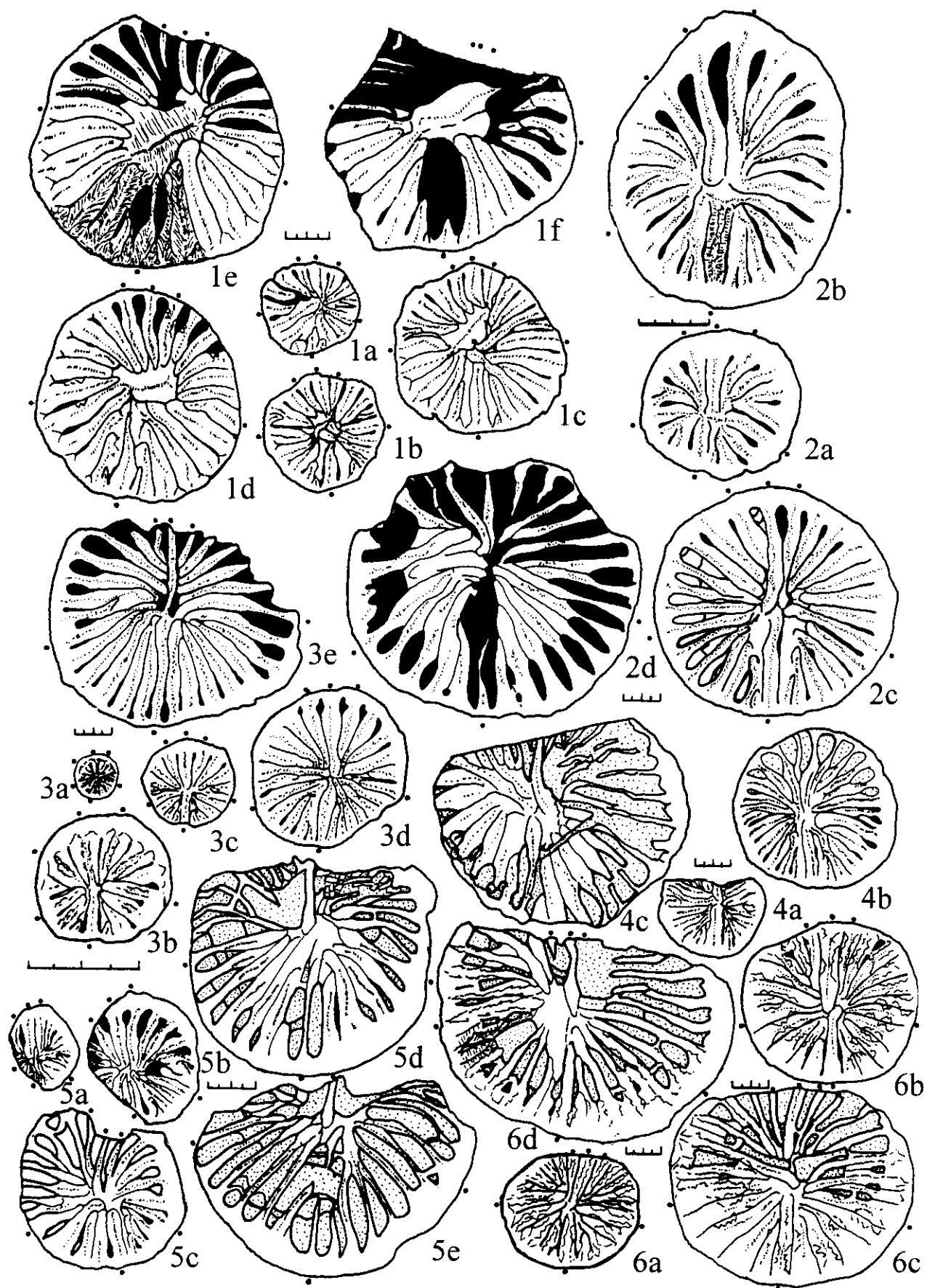
- *Derivatio nomini*: la denominación hace referencia a que la especie tiene la estructuración caninoide más simple de todos los grupos estudiados.
- *Holotipo* : elegimos el ejemplar SSE/18-28, con 6 secciones transversales y una LU en la base del cáliz, además de presentar un estado de desarrollo medio dentro del grupo.
- *Diagnosis*: "*Cania* caracterizada por un desarrollo caninoide que no llega a superar la mitad de la fase *dumonti*, sin presentar ninguna fase alternativa en los estadios adultos y sí una leve tendencia a adquirir un pinnamiento secundario en algún ejemplar. La densidad septal es baja (13-15mm de diámetro por 27-30 septos mayores). La microestructura es abierta y continua, de naturaleza microfibrosa y con fascículos de eje y líneas de sombra bien desarrollados".
- *Comentario*: al igual que *C. pseudoheterophyllia*, esta especie es cercana a *Caninia heterophyllia*. Se diferencia de ambas por una menor madurez en el estado de desarrollo de su morfología caninoide y por la posibilidad de un leve pinnamiento secundario.

***2-3-1-1) *Material*.**

El material estudiado es el que sigue (el orden sigue los niveles estratigráficos en sentido creciente hacia techo y dentro de cada nivel, los tamaños en sentido también creciente; en negrita los ejemplares con lámina ultrafina): SSE/10-49, **SSE/13-2**, **SSE/18-28**, 33, 34, 12, 22, **20**, 30, **6**, 9, 7 y **SSE/24-10**. El ejemplar 18-99 y 18-? también pertenecen al grupo pero son fragmentarios y no serán incluidos en la discusión.

Figura 29.- Morfología interna en *Cania simplex* (ver comentarios en el texto).-

- 1a-f.- SSE/18-28 (Holotipo).
- 2a-d.- SSE/18-7. Secciones seriadas.
- 3a-e.- SSE/18-12. Secciones seriadas.
- 4a-c.- SSE/18-34. Secciones seriadas.
- 5a-e.- SSE/18-33. Secciones seriadas.
- 6a-d.- SSE/18-9. Secciones seriadas.



***2-3-1-2) Forma externa** (fig. 36).-

Corales con forma externa curvada y abierta (en forma de cuna), con un cáliz oblicuo de profundidad media (18-20, 18-8, 18-6, 18-33 y 24-10) a baja (el resto). El único ejemplar dentro de esta tendencia que muestra una ligerísima evolución cilíndrica es 18-6.

El ejemplar 18-20 es el término más marcado hacia la pérdida de la forma curvada abierta y cáliz oblicuo. Entre este ejemplar y el resto, de perfil curvado, existen algunos más, cuyas formas externas varían gradualmente de un extremo al otro (10-49 ó 24-10).

Las magnitudes externas oscilan entre los siguientes límites: longitud entre 20 y 30mm, diámetro máximo de 12 a 17mm. Estos intervalos no comprenden los ejemplares extremos como SSE/13-2 (42mm de longitud aproximada, por hasta 26-30mm de diámetro en el borde más alto del cáliz) ó SSE/10-49 (14mm de longitud por 10mm de diámetro máximo).

Ninguno de los ejemplares incluidos en este grupo, al igual que las especies anteriores, muestran constricciones importantes, rejuvenecimientos o procesos de fijación al sustrato. Las trayectorias de crecimiento pueden presentar pequeñas rectificaciones en la dirección general (5 de los 13 ejemplares; ver esquemas de forma externa, fig. 36).

***2-3-1-3) Morfología interna** (principalmente las fig. 29 y 30 y la lám. IV, figs. 8, 9 y 10).-

La morfología interna es, como decíamos, similar a la de *C. pseudoheterophyllia*, más en concreto, su forma A. Por tanto el crecimiento del coral es antipinnado, aunque desarrollándose únicamente hasta el comienzo de la fase *dumonti*. Esto implica, como sabemos, que el septo cardinal no llega a acortarse y sólo se observa el comienzo de los adelgazamientos antípodas, propios de la morfología curvada de cáliz oblicuo. Por tanto no hay lugar a desarrollo amplexoide y prácticamente no aparecen tábulas.

Las estructuras son en extremo gruesas y en algún ejemplar (18-22, fig. 30-1), como ya apareció en *C. griffithoides* (ejemplar LAI-53, fig. 25-2), los límites septales llegan a ser indistinguibles, y sólo gracias a la luz polarizada podemos averiguar su distribución.

La región axial, a diferencia de las de *C. pseudoheterophyllia* y *C. griffithoides*, no muestra ninguna tendencia hacia una apertura de cualquier tipo. En algún caso incluso, algún final septal puede llegar a formar una pseudo-columnilla que persiste incluso cuando la fósula ya está presente (SSE/18-28, fig. 29-1, lám. IV-8).

La ontogenia de esta forma es por tanto, más sencilla que las descritas hasta el momento ya que no sufre una evolución diferente más allá del comienzo de la fase *dumonti*. Por otro lado la densidad septal (ver cuadro, fig. 35), aún mostrando gran variabilidad (numerosas reversiones en el trazo de los tamaños crecientes en el gráfico de conjunto) muestra los mismos límites que *C. pseudoheterophyllia* (entre 9 y 18mm para 25-32 septos mayores, de dicha especie, muy parecido al intervalo de entre 9 y 17mm para 25-32 septos mayores de *C. simplex*). Sin embargo si comparamos la densidad septal de esta forma únicamente con la de la forma A, que es la que realmente es similar, vemos que *C. simplex* alcanza un mayor tamaño medio (12,5mm por 27 de la forma A frente a 14,5 por 28 de *C. simplex*).

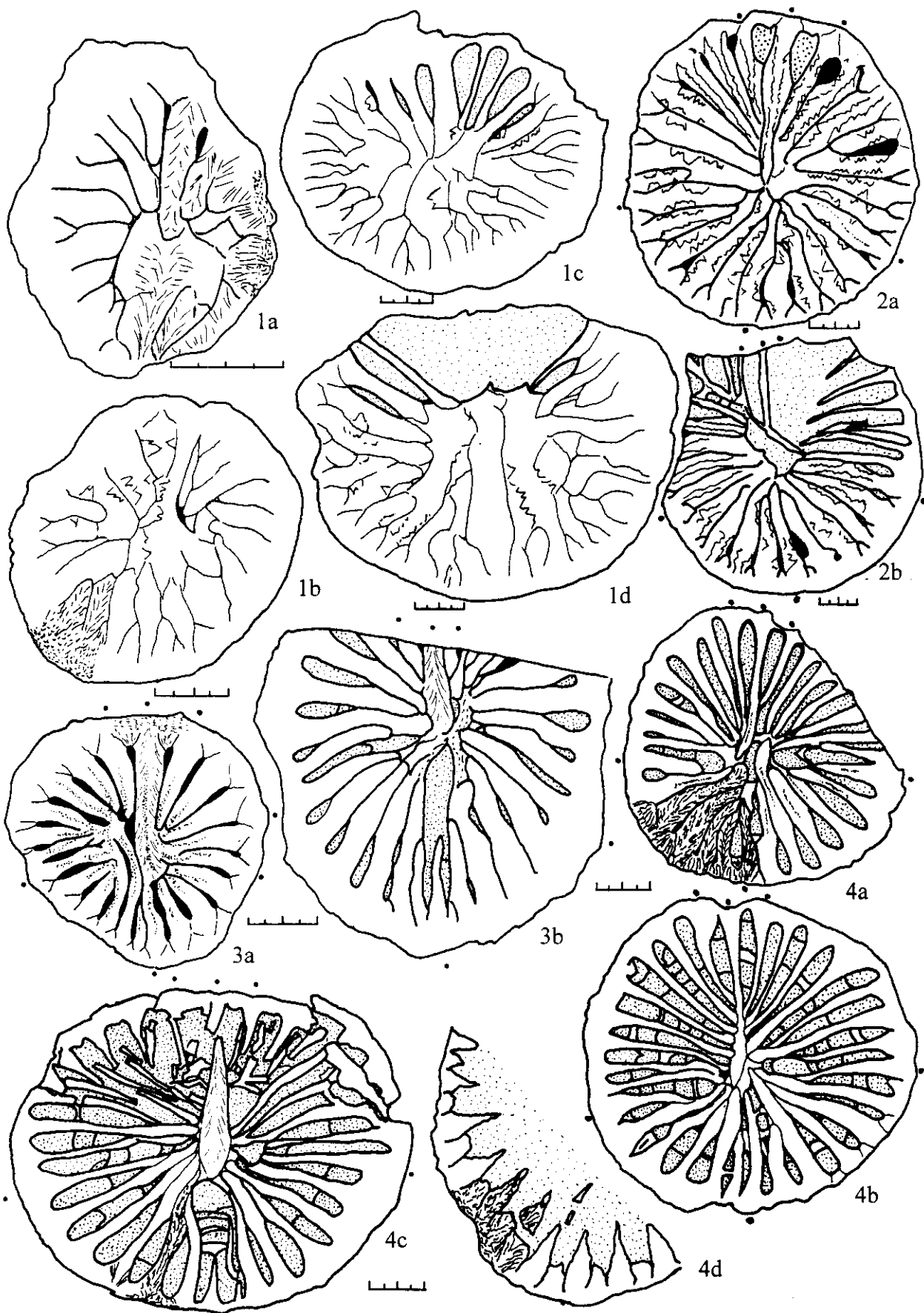
Figura 30.- Morfología interna en *Cania simplex*.-

1a-d.- SSE/18-22 (ejemplar patológico en el que la diferencia entre septos sólo se observa con nícoles cruzados, un caso muy parecido a LAI-53).

2a-b.- SSE/18-6 (ver microestructura en fig. 32).

3a-b.- SSE/24-10 (hacia *Cania pinnata*).

4a-d.- SSE/18-20 (hacia *Cania pinnata*).



Esto significa, que aunque las densidades septales son parecidas, *C. simplex* desarrolla un mayor tamaño para la misma fase de crecimiento que *C. pseudoheterophyllia*, sustituyendo la fase "casi-aular" de ésta última por una perseverancia en el mismo estadio, mientras se sigue aumentando el tamaño (el mismo proceso de heterocronía que en la relación entre *C. pseudoheterophyllia* y *C. griffithoides*).

El caso más extremo lo constituye SSE/13-2 (fig. 31-4 y lám V-8), cuyas dimensiones son exageradas respecto a los demás ejemplares, un poco como lo que pasaba con LAI-50 en *C. griffithoides*. 13-2 no supera, como el resto de los ejemplares, el comienzo de la fase *dumonti*, y esto ya, estando muy cerca del borde calicular. La única gran diferencia morfológica de este ejemplar es, claramente, el tamaño y una microestructura similar a la de *C. griffithoides* (esto nos anima a pensar una vez más que existe una relación entre microestructura y tamaño para grupos cercanos). De momento pensamos que es más correcto que tal tipo de relaciones entre ejemplares aislados frente a un conjunto mayor, sean explicados como fenómenos de gigantismo-enanismo, que pensar en taxones diferentes.

*2-3-1-4) *Variabilidad morfológica.* -

El grado de desarrollo de la fase caninoide, lo hemos intentado cuantificar principalmente, mediante el desarrollo del septo cardinal en el cáliz. Para ello fijamos una escala creciente de tamaños, representando paralelamente hasta dónde llega la evolución de cada espécimen (fig. 35). Como en el caso de las formas anteriores, se observa que la madurez del septo cardinal no depende directamente del tamaño creciente (como caso extremo, podríamos comparar 13-2, fig. 31-4, con 18-33, fig. 29-5, este último, mucho más pequeño pero claramente más avanzado estructuralmente que el primero).

En *C. simplex*, la homogeneidad en el estado de madurez de la fase caninoide, es mayor que en las formas anteriores. A pesar de todo existe cierta variabilidad en el aspecto final de la fósula cardinal, que aunque en general tiene forma de amígdala, con un cardinal escasamente acortado (ejemplares 18-34, 28 y 7, y algo menos en 18-12, todos ellos en la fig. 29), puede también estar indiferenciada, como en 18-6, 22 (ambos en la fig. 30) y 9 (fig. 29-6), o por el contrario marcada con antelación y con un aspecto caninoide más evolucionado (18-33, fig. 29-5), o bien con la apariencia caninoide amortiguada, que en 18-20 (fig. 30-4) aún no es completa, llegando a ser más notable en 24-10 (fig. 30-3) y 10-49 (fig. 31-2).

Dicha tendencia conectaría este grupo con la especie siguiente, *Cania pinnata*. Sin embargo la mayor variabilidad observada se debe al pinnamiento secundario incipiente. La pérdida de la curvatura hacia el cáliz, se refleja en la tendencia a una igualación interna de los cuadrantes por pérdida progresiva de la oblicuidad calicular. Dicha tendencia provoca el adelgazamiento y equiparación en el espesor de las estructuras de los cuadrantes, la aparición de una mayor cantidad de tábulas y la amortiguación del antipinnamiento de la distribución septal.

Los ejemplares 24-10 (fig. 30-3) y principalmente 10-49 (fig. 31-2, lám. V-9), son ejemplares de pequeño tamaño (fig. 36-25), con estructuración en sus cortes inferiores típicamente engrosada y antipinnada. Hacia el cáliz sin embargo, el antipinnamiento tiende a desaparecer, puesto que el hábito de crecimiento resulta estar más verticalizado. Tales ejemplares ya no cuentan con un cáliz oblicuo.

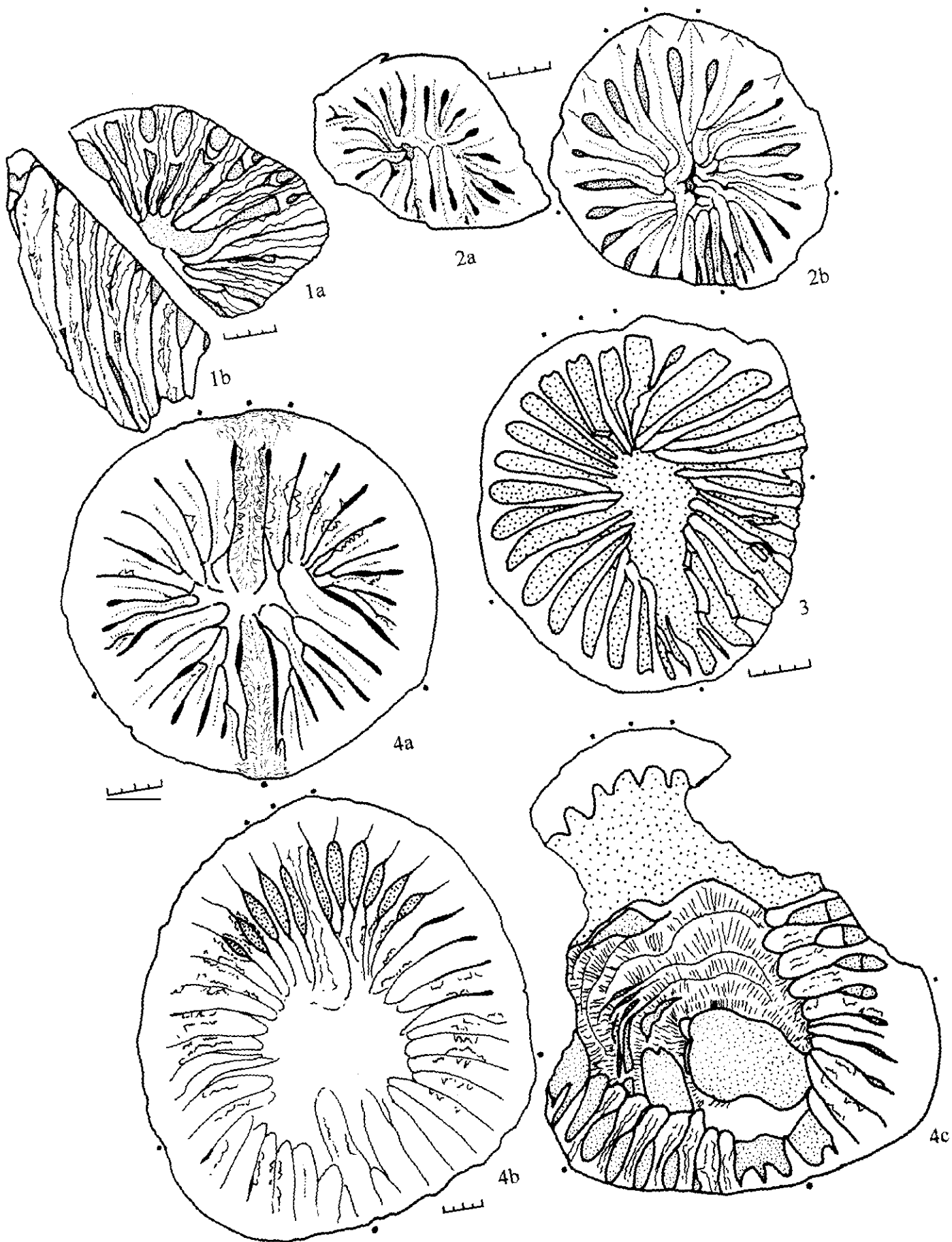
Figura 31.- Morfología interna en *Cania simplex*.-

1a-b.- SSE/18-98

2a-b.- SSE/24-10 (hacia *C. pinnata*).

4a-b.- SSE/13-2 (microestructuralmente más cercano a *C. griffithoides*).

* *Cania pinnata*.- 3.- SSE/13-4.



El ejemplar 18-33 (fig. 29-5), similar a la mayoría en su desarrollo antipinnado, parece llegar a una madurez algo diferente, en la que, pese a no perder la oblicuidad calicular (muy marcada, fig. 36-26), no desarrolla curvatura y por tanto alcanza un cáliz adelgazado en el lado cardinal, así como una leve amortiguación del antipinnamiento.

18-20 (fig. 30-4) tiene ya una forma externa suberecta (fig. 36-32) y el borde calicular es recto. Internamente sin embargo conserva la geometría antipinnada del grupo aunque ya algo modificada. Los adelgazamientos, así como la aparición de tábulas y la igualación entre cuadrantes, sólo son claros por encima de los 1 mm de diámetro. En el cáliz de este ejemplar ya aparecen septos menores algo más marcados que en el resto del grupo, pero que son más comunes en la especie siguiente, *Cania pinnata*.

***2-3-1-5) Observaciones microestructurales.-**

La microestructura observable en el grupo, basada en láminas ultrafinas transversales en varios ejemplares situados en los extremos de variabilidad (18-28, 18-6, 13-2, 24-10 y 18-20), indican una gran homogeneidad basada en la microestructura microfibrosa o aterciopelada.

La diferenciación meso-estereoplasma, alcanza su máximo en el ejemplar 18-6 (fig. 30-2 y microestructura en fig. 32 y lám. VI), en el que en el cáliz (recordemos que es el más cilíndrico, fig. 36-30), se observan comienzos de mesoplasma vermicular. A pesar de todo lo más normal es que el grado de diferenciación medio sea muy bajo (18-28, 20 ó 24-10) y el aspecto "aterciopelado" muy marcado (lám. IV-8 ó lám. V-9).

Las líneas de sombra de los fascículos de eje están netamente marcados (a excepción de 18-20 y 18-8 y algo menos en 18-6). Su presencia persiste hasta el mismo cáliz y remarca a la perfección la morfología de los fascículos, que en algún caso (ver 24-10, lám. VI-F) pueden ser múltiples, es decir que pueden aparecer apiñados localmente. En las láminas ultrafinas se observa que los fascículos de eje están más individualizados que en formas anteriores y son más conspicuos y abundantes. Tales fascículos muchas veces presentan planos de simetría y una estructura mucho más organizada (ver lám. VI, figs. I, J y K).

La muralla es simple, formada por una capa lamelar en la zona más externa, más o menos desarrollada (lám. VI-H o J, respectivamente). Las lamelas son regulares y de tamaño medio y gradualmente dan paso a elementos microfibrosos en la base septal. En la masa de elementos microfibrosos tiene lugar el origen del eje fascicular del septo. La capa lamelar externa, al no alcanzar un gran grosor, no llega a mostrar ninguna ordenación reseñable.

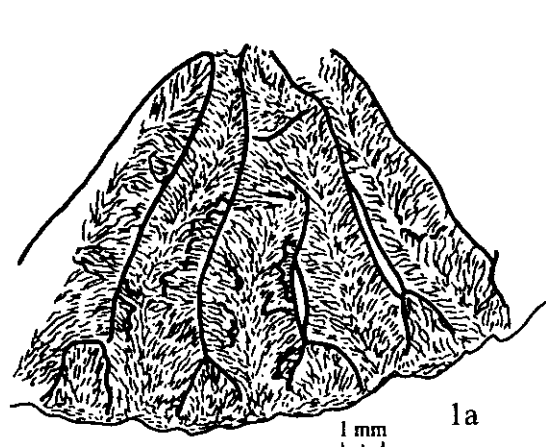
En general los microelementos septales son pequeños y de naturaleza fibrosa, quedando muy reducido su aumento en tamaño hacia la zona externa del septo (lám. VI-I). Como variaciones observamos que:

Figura 32.- Microestructura comparada entre *C. griffithoides* y *C. simplex*.-

1a-c.- *Cania simplex*: SSE/18-6 (sección transversal). 1a, toma general de septo microfibroso. 1b, detalle de muralla externa y septo menor. 1c, detalle de la base septal basada en la fig. J de la lám. VI.

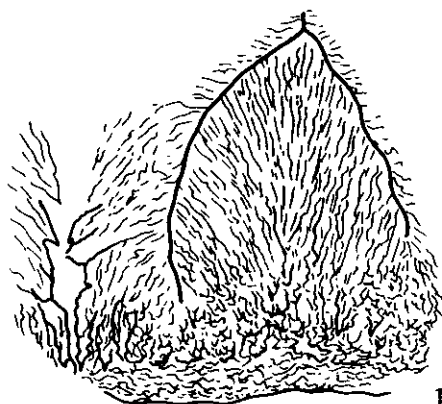
2a-b.- LAI-95 (sec. transversal, ver Lám. VI, fig. A), microestructura en una zona septal (cardinal) sin diferenciación meso-estereoplasma (lamelas suaves y fascículos de eje apelmazados).

3a-b.- LAI-95 (sec. transversal, ver Lám. VI, fig. B), microestructura en una zona septal (antípoda) con diferenciación de fases.



1a

1 mm



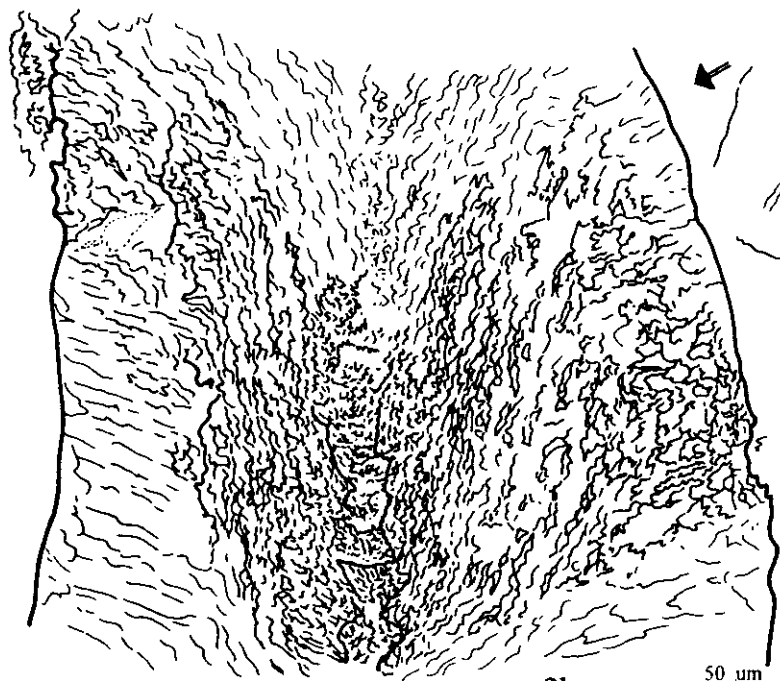
1b

100 μ m



1c

50 μ m

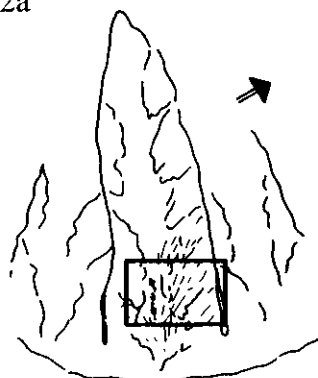


2b

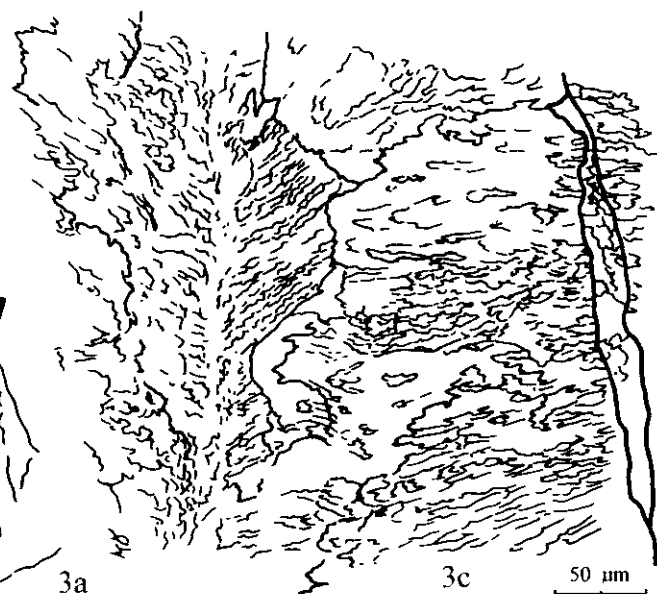
50 μ m



2a



3a



3c

50 μ m

-En la LU de 18-20, los microelementos, muestran un contorno algo más lamelar, así como una suavización de los fascículos de eje. Los microelementos en la zona fascicular, son de aspecto granulo-lamelar y aumentan de tamaño gradualmente hacia la periferia. La forma de dichos elementos llega a tener un aspecto escamoso en el que los microelementos están más recortados de lo habitual. Elementos con esta tendencia se observan localmente en los septos de todos los ejemplares del grupo, pero es en este ejemplar donde se alcanza un desarrollo más claro.

-En la LU de 13-2 (lám. V-8), la microestructura de los septos es claramente menos microfibrrosa, bastante cercana a la descrita para *Cania griffithoides*, con microelementos de tipo lamelar suave organizados en falso diedro, que hacia la parte externa del septo dan lugar a elementos fibrosos. Estas lamelas "suaves" son diferentes de los elementos escamosos de bordes más irregulares, del ejemplar anterior.

Otras alternativas respecto a la posición de este ejemplar, quizás menos probables por ser menos simples, serían considerar a 13-2, o bien como perteneciente al plexo de *C. griffithoides* (así ha quedado en la tabla numérica), pero con un desarrollo caninoide retrasado, o bien como una especie diferente tanto a *C. griffithoides* como a *C. simplex* (especie que estaría formada por un sólo ejemplar).

***C-2-3-2) *Cania pinnata* sp. nov.**

- *Derivatio nomini*: el nombre se debe al pinnamiento secundario que caracteriza a los ejemplares.
- *Holotipo*: ejemplar SSE/10-24, que posee un estadio intermedio dentro de la variabilidad.
- *Diagnosis*: "*Cania* atípica, caracterizada por una forma externa que desarrolla procesos de fijación al sustrato en las zonas apicales y es erecta hacia el cáliz. Internamente esto se refleja por una disposición septal antipinnada en los cortes apicales que rápidamente pasa a ser radial-pinnada hacia el cáliz. La densidad septal es baja (10-12mm de diámetro por 23-25 septos mayores). No se desarrollan engrosamientos diferenciales y en su lugar las tábulas y el grosor de la muralla externa alcanzan un buen desarrollo. La microestructura es abierta, continua y de naturaleza microfibrrosa".
- *Comentario*: la especie se aleja del patrón caninoide de desarrollo, a excepción de los cortes apicales. A pesar de ello, la relación con *Cania simplex*, que resulta evidente, conlleva que sigamos incluyendo esta especie en el género. No hemos logrado encontrar ningún antecedente de alguna forma similar en la bibliografía por lo que las únicas relaciones sólo podemos establecerlas dentro de nuestra propia colección.

***2-3-2-1) *Material*.-**

El material estudiado (orden según niveles estratigráficos crecientes y dentro de cada nivel, según tamaños crecientes; en negrita, con lámina ultrafina) es el siguiente: SSE/14'-10, 23, 30, 29, 1, 11, 3, SSE/10-53, 47, 31, 30, **24**, SSE/13-4, SSE/15-12, SSE/15'-10 y SSE/18-8.

***2-3-2-2) *Morfología externa* (fig. 36).-**

Los ejemplares de los niveles de Sierra de la Estrella, 14'y 15', están incluidos en la roca y por tanto no tenemos datos detallados de su morfología externa, aunque las secciones

estudiadas en dichos ejemplares muestran detalles que indican que dicha forma externa es comparable a la del resto de los ejemplares del grupo (niveles 10, 13 y 15) libres de matriz.

Los fósiles son de pequeño tamaño, 15-20mm de longitud media y 10-13mm de diámetro máximo, excepción hecha del ejemplar 15-2 con 27mm de longitud por 15mm de diámetro máximo o también de 14'-3 de longitud desconocida pero con 15,5 mm de diámetro máximo.

La forma es variable e irregular, de tendencia trocoide y de curvatura poco marcada, a excepción de la zona apical.

Los cálices son profundos y casi horizontales. El lado cardinal se sitúa en la zona convexa cuando ésta es diferenciable (al menos, siempre en los cortes apicales).

La irregularidad en la forma de la sección se relaciona claramente con la aparición de constricciones y procesos de adaptación al sustrato, observables en prácticamente todos los ejemplares. Destacan las adaptaciones observadas en los ejemplares del nivel 14'. Estos ejemplares crecieron en un fondo oolítico, como demuestran las citadas adaptaciones, que pueden ser de tipo talón (por ejemplo 14'-29), aunque en general consisten en deformaciones en el contorno de la sección que puede llegar a englobar a los mismos bioclastos (fig. 37-1).

En algunos ejemplares, las adaptaciones al sustrato están íntimamente relacionadas a superficies estilolíticas posteriores (ver por ejemplo SSE/14'-1 ó el ejemplar de *Cania* sp.1, 14'-22, lám. V-12). Esta relación puede ser interpretada del siguiente modo: dado que las irregularidades son claramente biogénicas, pues la deformación de los elementos esqueléticos se produce al adaptar su crecimiento a las superficies de fijación, los estilolitos parecen haberse formado a favor de las mismas, seguramente correspondientes a discontinuidades sedimentarias. Esta relación implicaría que los citados ejemplares fueron recuperados en su posición de vida, sólo ligeramente retocada, por los procesos de presión disolución de los citados estilolitos (ver tafonomía, apart. VIII-C-10-5-6).

Entre los ejemplares libres de matriz destacan las adaptaciones de 10-31 (fig. 33-6), que envuelve un ejemplar de *Cyathaxonia rushiana* var. fibrosa, demostrando que su crecimiento fue posterior a la misma. En el contacto entre ambos ejemplares también se observa un estilolito concordante con el borde de la adaptación, pudiéndonos dar una estimación de la capacidad de disolución de dicha junta.

Por otro lado, 10-53 (lám. V-10) ó 13-4 son ejemplos de adaptaciones a fragmentos de concha; 10-24, 10-30 y 15-2 (fig. 36) sin embargo lo son de procesos de talonaje, con el consiguiente aumento de la base de apoyo en el crecimiento. Además de los procesos de fijación, también se observan rejuvenecimientos en algunos casos, como son 10-47 ó 10-31.

***2-3-2-3) Morfología interna. Ontogenia y variabilidad (fig. 33).-**

El grupo se caracteriza por la disposición ligeramente pinnada del aparato septal en los cálices, por el adelgazamiento de los septos respecto a las formas anteriores, el engrosamiento relativo de la muralla externa (10-24, holotipo, fig. 33-5) y la aparición de un tabulario completo (lám. V-11).

El grado de pinnamiento aunque ostensible, nunca llega a ser muy marcado y la tendencia general, es a adquirir más bien una organización que podríamos denominar pinnada radial (ver lám V-11).

Esto puede significar que no existe en realidad un verdadero pinnamiento como el observable en géneros como *Zaphrentites* spp., *Amplexizaphrentis? hispanica*, *Ufimia cerezoi* ó *Soschkineophyllum? rodriguezi*.

La retirada septal se verifica de un modo equilibrado. Aún así existe algún ejemplar que mantiene la retirada acelerada de los cuadrantes antípodos, como 10-30 (fig. 33-1), frente a algún

otro en el que la retirada del lado cardinal es anterior, a pesar de conservar estos cuadrantes en la zona convexa (13-4, fig. 31-3).

El septo cardinal ocupa una fósula cardinal marcada por la morfología tabular, desde el comienzo de los adelgazamientos generalizados. A pesar de dicha fósula, el cardinal no se acorta hasta la misma base calicular, al igual que pasaba con *C. pseudoheterophyllia* y *C. simplex*. El citado ejemplar 13-4 (fig., 31-3) es la única excepción a esta regla, quizás debido a que el corte es oblicuo respecto a la verdadera superficie calicular.

El septo antípoda, que en los grupos precedentes era conspicuo prácticamente durante toda la ontogenia, lo es, en este caso, solamente en la parte engrosada apical. Con el desarrollo pinnado secundario, la longitud del septo antípoda se iguala a la de los metaseptos adyacentes. Todo ello afecta también a los cuadrantes cardinales que dejan de mostrar un mayor desarrollo de los metaseptos 3º y 4º.

Los cortes apicales conseguidos en los ejemplares de este grupo, son cercanos a los de *C. simplex*. La semejanza morfológica se observa en la disposición ligeramente antipinnada propia del comienzo de la fase *vermicularis* (ver por ejemplo las secciones apicales en 10-30, 24 ó 31, fig. 33). Rápidamente, con el desarrollo de los procesos de fijación al sustrato, el coral crece de modo igualado, perdiendo la construcción antipinnada caninoide y adquiriendo la disposición pinnada-radial.

La densidad septal de *C. pinnata* es bastante variable (ver cuadro, fig. 35). Aún así parece que los valores tomados en los cálices de los ejemplares indican que, aunque los tamaños de esta forma respecto a *C. simplex*, son en general menores, la densidad septal es similar o ligeramente menor.

Los septos menores están en general poco o nada desarrollados, pero algunos ejemplares, como 10-30, 31 ó 13-4, tienen septos menores en los cálices con una aspecto similar al descrito para el ejemplar de *C. simplex*, SSE/18-20 (fig. 30-4d).

La muralla externa está bien diferenciada, quizás como suele suceder con muchas formas de grosores septales escasos. Dicha muralla normalmente tiene un grosor considerable y puede estar estructurada internamente (ver microestructura).

El tabulario está en general bien desarrollado (ver fig. 33-1, 2, 3 y 4), en correlación quizás con el adelgazamiento septal. Las tábulas más o menos completas, están inclinadas desde el eje hacia la periferia, siendo ésta, la parte más profunda de la base calicular.

Entre los ejemplares es corriente observar una tendencia al desarrollo de una zona axial libre de septos. Ésta queda ocupada por tábulas que en algunos casos son ligeramente abombadas (nunca deprimidas) y pueden sobresalir en la superficie calicular (SSE/10-47, fig. 33-2). La zona axial libre de septos no alcanza una gran anchura. Tampoco es regular, y su continuidad es escasa; en 10-47 por ejemplo, está presente en la parte apical, pero desaparece hacia el cáliz. Puede observarse en ejemplares pequeños (14'-10, 10-47) o en otros de mayor tamaño (14'-3, 10-30). Por otro lado, no siempre se desarrolla, como puede observarse en ejemplares como 10-31, 10-24 ó 13-4.

Figura 33.- Morfología interna de *Cania pinnata*.-

1a-c.- SSE/10-30. Secciones seriadas.

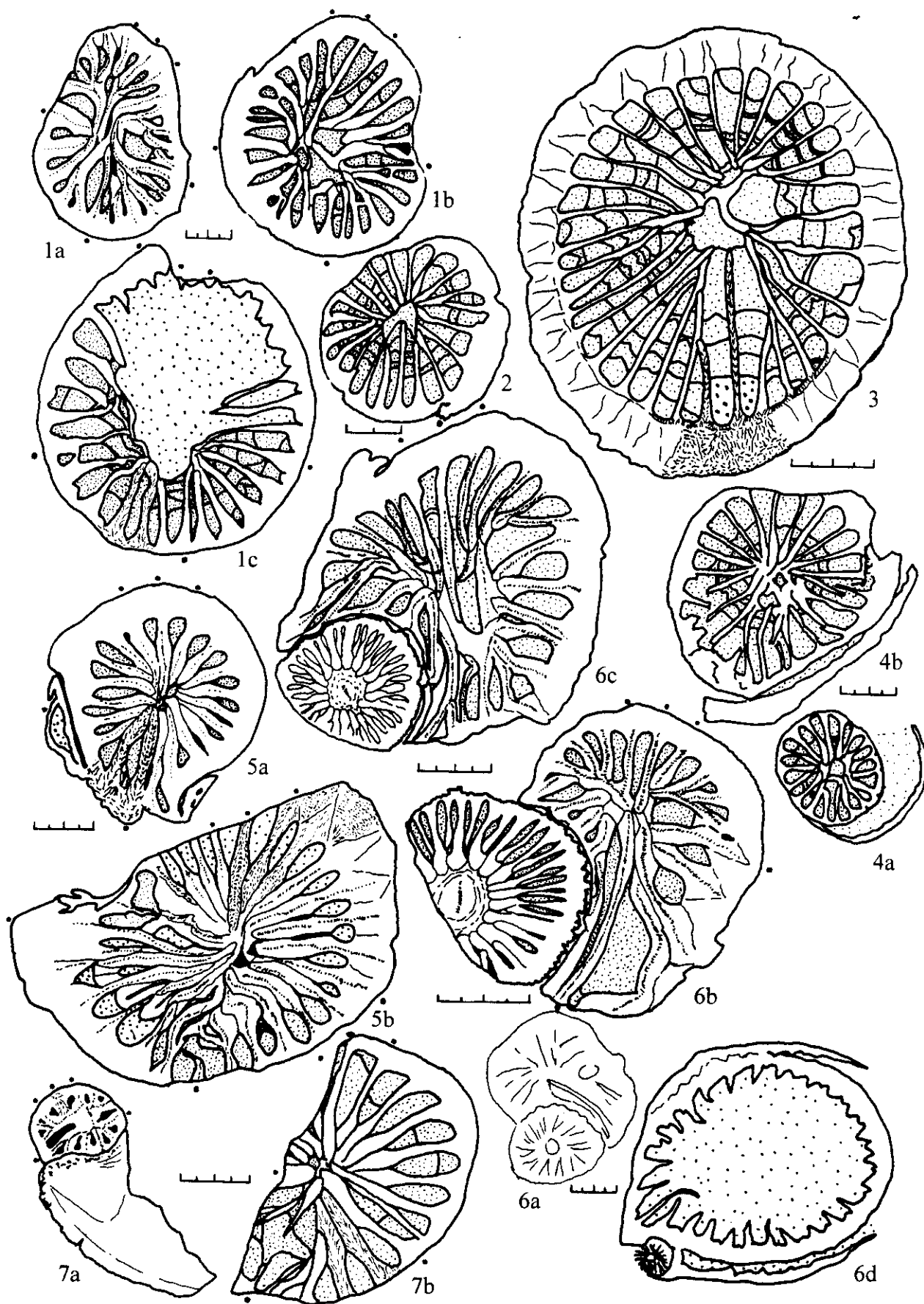
2 y 4a-b.- SSE/10-47. Secciones seriadas.

3.- SSE/14'-3. Sección transversal.

5a-b.- SSE/10-24. Secciones seriadas.

6a-d.- SSE/10-31(6a=6b, pero sin aumentar respecto a 6d). Secciones seriadas.

7a-b.- SSE/10-55. Secciones seriadas.



***2-3-2-4) Microestructura.-**

La microestructura es igual a la descrita para el grupo anterior, es decir de marcado carácter microfibrroso.

La diferenciación de fases prácticamente no llega a observarse, quizás debido a los pequeños grosores septales.

Las líneas de sombra que remarcan los fascículos de eje son conspicuas en los cortes apicales (ver por ejemplo 10-53, lám. V-10) pero tienden a desaparecer hacia el cáliz. Las LU muestran que aunque las líneas de sombra desaparezcan, los fascículos siguen presentes, aunque mucho más fusionados.

Los microelementos son de pequeño tamaño, abundando morfologías granulares y granulo fibrosas, con escaso desarrollo de elementos de gran longitud en las partes externas.

La muralla es gruesa y de carácter lamelar o lamelar-fibroso, en donde los elementos aparecen bastante desorganizados y son de pequeño tamaño. Aún así en algunos ejemplares del nivel 14' (14'-1, 14'-3), las lamelas llegan alcanzar un tamaño algo mayor y organización en zig-zag (fig. 33-3). A una escala mayor este material esquelético marca los lóculus septales, tanto los correspondientes a los septos mayores como a los menores.

En el ejemplar 14'-1 (de inclusión algo más dudosa), los septos son de un grosor mínimo, además el cáliz llega a ser bastante profundo. Las bases septales de este ejemplar están separadas de la muralla por una fina capa fibrosa, siendo el único ejemplo en el que se observa una discontinuidad entre bases septales y muralla externa (fig. 33-3). Interpretamos esta observación, como en otras ocasiones, como una separación en la secreción de ambos elementos, quizás debida a la gran profundidad alcanzada por el cáliz.

En el resto del material no se llega a observar la citada separación, por el contrario y como es la norma en el grupo general que estamos estudiando, las bases septales son continuas con el tejido mural.

***C-2-3-3) *Cania* sp. 1 (sp. nov.)**

- *Comentario:* Debido a los pocos ejemplares no es posible proponer una especie nueva, aunque probablemente esta posibilidad sea la adecuada. Como en *Cania pinnata*, no hay posible comparación bibliográfica.

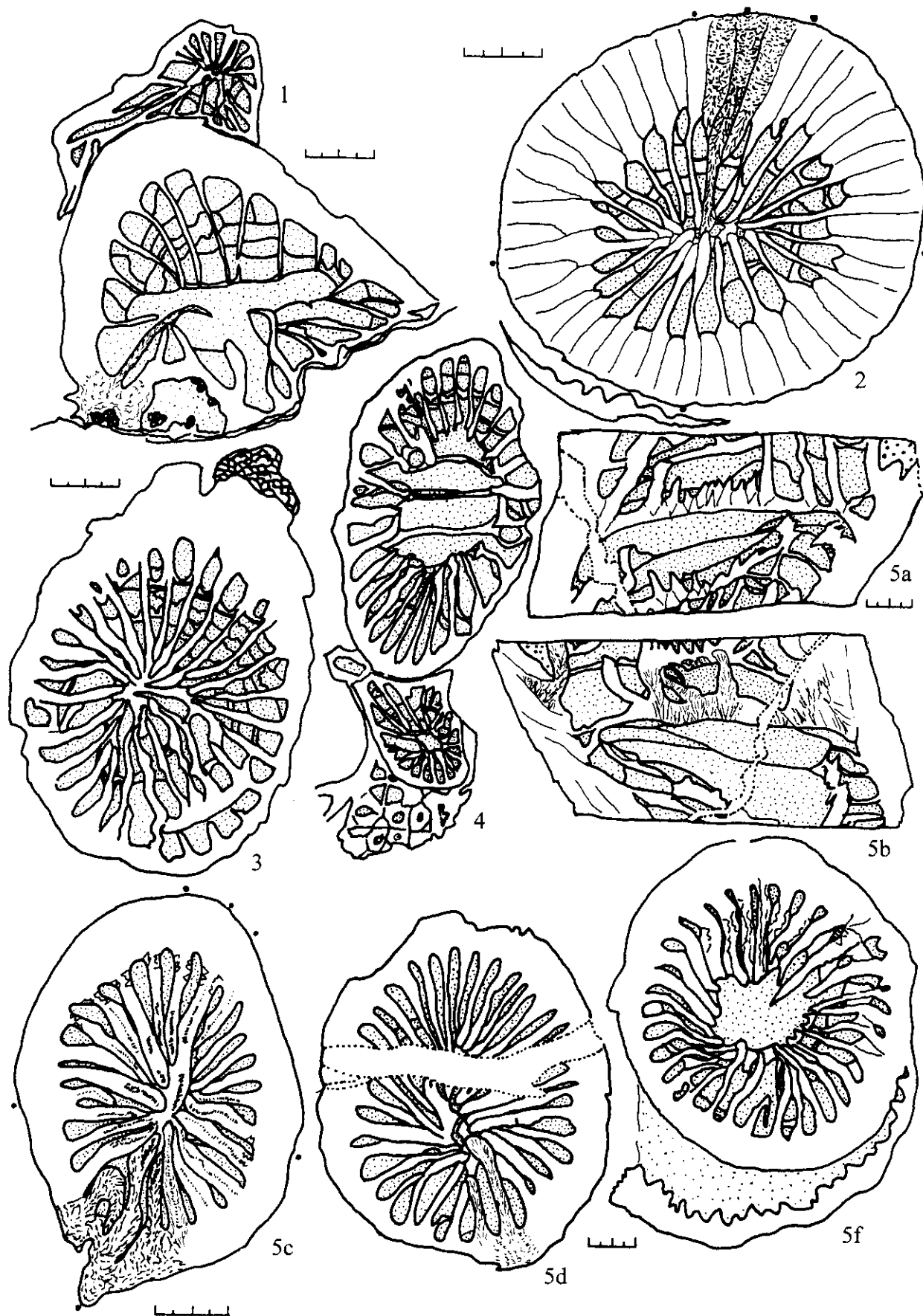
*** Descripción (fig. 34).-**

Relacionados principalmente con *Cania pinnata*, hay cuatro ejemplares en la Sierra de la Estrella con morfologías y desarrollo algo peculiares, pero con la misma microestructura. Los ejemplares son : SSE/14'-22, SSE/22-3, SSE/24-3 y **SSE/24-1**.

Estos 4 ejemplares tienen ya una morfología declaradamente radial, con la posibilidad de un desarrollo amplexoide. La cercanía con la forma anterior es muy evidente en el ejemplar 14'-22 (fig. 34-1), en el que observamos el mismo tipo de adaptaciones al sustrato. Este ejemplar sería intermedio entre ambos grupos.

Figura 34.- Morfología interna de varias formas de *Cania* más o menos relacionadas con *C. pinnata*.-

- 1.- SSE/14'-22 (*Cania* sp. 1). Sección transversal.
- 2.- SSE/14'-13 (*Cania?* sp. 2). Sección transversal.
- 3.- SSE/22-3 (*Cania* sp. 1). Sección transversal.
- 4.- SSE/24-3 (*Cania* sp. 1). Sección transversal.
- 5a-f.- SSE/24-1 (*Cania* sp. 1). a,b.- Secciones longitudinales. c-f.- Secciones seriadas.



Los ejemplares, 22-3, 24-1 y 24-3, proviene de los niveles más altos estratigráficamente. 24-1 y 24-3 (fig. 34-4 y 5) son especímenes cilíndricos, con desarrollo amplexoide (ver longitudinal de 24-1, fig. 34-5a). El grosor septal es moderado, intermedio entre el ejemplar que habíamos incluido en *C. simplex*, SSE/24-10 (fig. 30-3), y los grosores propios de *C. pinnata*.

En las láminas ultrafinas realizadas con el ejemplar 24-1 (2 longitudinales y 1 transversal), se observan algunos detalles interesantes (aunque no hay fotos ni esquemas podemos hacernos una idea observando sus cortes en la lám. IV-15 y los detalles indicados en la fig. 34-5), entre los que destacan una microestructura continua con una escasa diferenciación de los fascículos de eje, que son de aspecto granulo-fibroso.

Aún así el aspecto general de microelementos y organización no difiere esencialmente del patrón de crecimiento microfibrroso que hemos descrito con anterioridad (ejemplar 10-24 etc.). De este modo las observaciones de las láminas longitudinales pueden valer a grosso modo para la forma anterior, en la que no realizamos LU de estas orientaciones. En dichas LU longitudinales podemos observar casi todas las orientaciones requeridas (sólo falta la tangencial a la muralla externa).

El corte perpendicular a los septos es similar al aspecto observado en corte transversal. En las láminas se observa el enraizamiento amplexoide en la tábula inferior de varios septos mayores (fig. 34-5a). Las tábulas son lamelares y los septos crecen desde esta base como penachos abiertos hacia el cáliz. En estos cortes los septos siguen mostrando fascículos de eje amortiguados y un paso gradual desde elementos granulares en la zona media hacia elementos microfibrrosos en la periferia.

Las secciones tangenciales a la lámina media del septo, muestran una zona efectivamente fascicular (fig. 34-5b). Los fascículos son largos aunque muy difuminados y están definidos por alineaciones de gránulos con un grado bajo de conexión. Dichos fascículos están encajados unos con otros en un orden que nos es imposible definir.

En cualquier caso la orientación tiene un ángulo que varía de 0° a 90° desde la muralla hasta el extremo axial del septo, rango similar al observado en las secciones de LAI-95 de *C. griffithoides*. Esta orientación y la morfología de los microelementos fasciculares explicaría el aspecto granular de la lámina media en las secciones transversales.

Las tábulas de los dos ejemplares del nivel 24, son bastante horizontales, diferentes de las descritas para *C. pinnata*, que están inclinadas desde el eje hacia la muralla externa. Esto es quizás debido al desarrollo amplexoide al que hacíamos mención. El ejemplar 22-3, del cual sólo tenemos un corte transversal algo por debajo de la base del cáliz, únicamente se diferencia porque en ese punto no se observa apertura axial (fig. 34-3).

14'-22 (fig. 34-1) está directamente relacionado tanto con los otros ejemplares de este grupo como con los ejemplares del nivel 14', descritos para *C. pinnata*. 24-1, 24-3 y 22-3 sin embargo parecen estar también relacionados con ejemplares de *C. simplex*, como 24-10 ó 10-49. La diferencia con estos últimos es por supuesto el desarrollo cilíndrico y la morfología interna amplexoide, que por lo que podemos saber (faltan cortes por debajo de los 8mm) no parece claramente antipinnada, sino más bien radial.

* C-2-3-4) *Cania?* sp. 2 (sp. nov.)

* **Descripción** (fig. 34-2 y lám. V-13).-

A parte de los cuatro ejemplares a los que acabamos de referirnos, existe un ejemplar más, SSE/14'-13, con diferencias morfológicas respecto al resto de ejemplares, con los que se relaciona por el tipo de microestructura. En este caso tampoco hemos sido capaces de encontrar nada similar en la bibliografía y dada la escasez de material tampoco podemos definir un taxón nuevo o incluirlo en la variabilidad de alguno ya descrito.

El ejemplar es incompleto (sin cáliz ni ápice) y está incluido en la roca. La morfología es completamente radial, con los septos en contacto en el eje. El único septo diferenciado es el septo K, más largo que el resto. La baja densidad septal (10,5 mm-23 septos mayores) quizás se debe al exagerado grosor de la muralla externa, de tal modo que si restamos este grosor, tendríamos una relación más equilibrada (7,5mm-23 septos mayores).

Dicha muralla tiene sin embargo una estructura diferente a la de las demás formas, pues consiste en una estereozona septal de carácter lamelar (los microelementos son de pequeño tamaño) que incorpora también los septos menores. Fuera de dicha estereozona no existe verdadera epiteca. Además, si la estereozona septal quedara adelgazada hacia el cáliz, los septos menores mostrarían un carácter contratingente.

*C-2-3-5) **Discusión para el grupo 1º en la Sierra de la Estrella.-**

El punto más delicado en la descripción e interpretación de la agrupación de ejemplares escogida en los afloramientos de la Sierra de la Estrella, está en la relación entre las formas caniniformes de *Cania simplex* y las formas pinnado-radiales de *Cania pinnata* y *Cania* sp.1, ya que la verificación de dicha relación implica que los rasgos microestructurales son los principales para dar verdadera homogeneidad al grupo y que la clasificación de las formas caninoides debería ser revisada bajo estos puntos de vista.

Figura 36.- Morfologías externas y tipologías septales en el género *Cania*.-

*En la parte superior podemos observar algunas formas externas del género *Cania* reunidas por especies y numeradas del 1 al 42. Los ejemplares fueron dibujados a tamaño natural, pero han sido ligeramente reducidos (al 90%). Por especies y según números crecientes, dicha numeración corresponde a los ejemplares con las siglas siguientes:

-*Cania griffithoides* (del 1 al 16): LAII/4-10; LAI-65; LA-36; LAI-55; LAI-95 (Holotipo); LAI-58; LAI-45; LAI-44; CA/43-2; LAI-68; LAI-110; LAI-52; LAI-53; LP2/8-6; LP1/7-35; LAI-50.

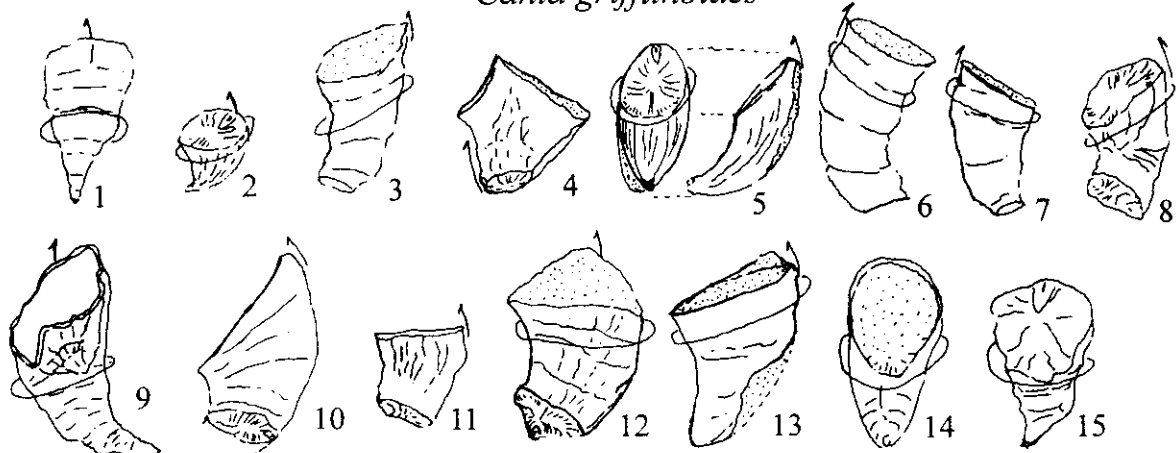
-*Cania pseudoheterophyllia* (del 17 al 23): LAI-113; LP1/7-46; LAII'-3; LP2/8-62; LAII/4-17; LP2/8-55 (Holotipo); LP2/8-8.

- *Cania simplex* (del 24 al 33): SSE/13-2; SSE/10-49 (hacia *C. pinnata*); SSE/18-33; SSE/18-7; SSE/18-34; SSE/18-6; SSE/18-22; SSE/18-20 (hacia *C. pinnata*); SSE/18-30; SSE/18-12 (Holotipo); SSE/18-9.

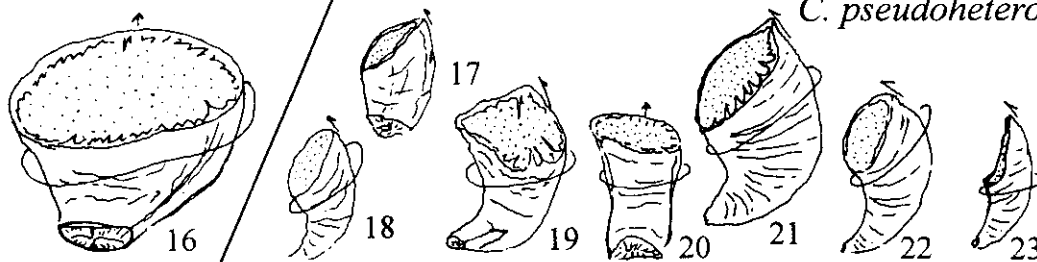
-*Cania pinnata* (del 34 al 43): SSE/10-53; SSE/10-47; SSE/18-8; SSE/15-2; SSE/10-31; SSE/10-30; SSE/10-24 (Holotipo); SSE/13-4.

* En la parte inferior incluimos esquemas explicativos sobre las diferentes tipologías septales observadas en el conjunto del género. Hacia la izquierda el esquema básico de *Cania griffithoides*, con septos continuos fibro-lamelares varía hacia un adelgazamiento de las estructuras y a un desarrollo microfibrroso típico en *Cania simplex* y *Cania pinnata* (también *Cania* sp.1). Hacia la derecha hemos querido marcar la tendencia en *C. pseudoheterophyllia* (forma B) hacia una diferenciación meso-estereoplasma más marcada que llega a producir un mesoplasma vermicular (esta variación también se verifica en septos de microestructura microfibrrosa).

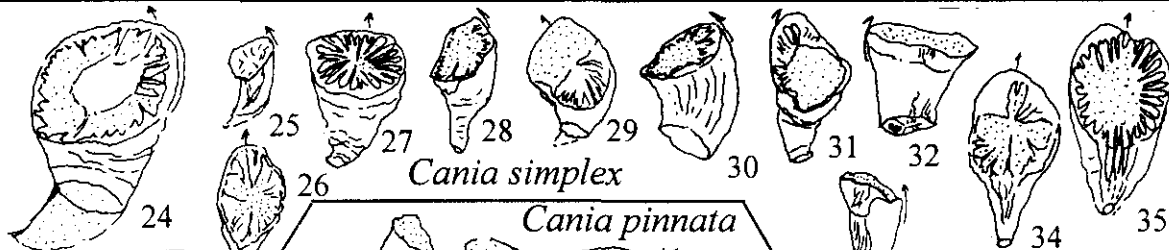
Cania griffithoides



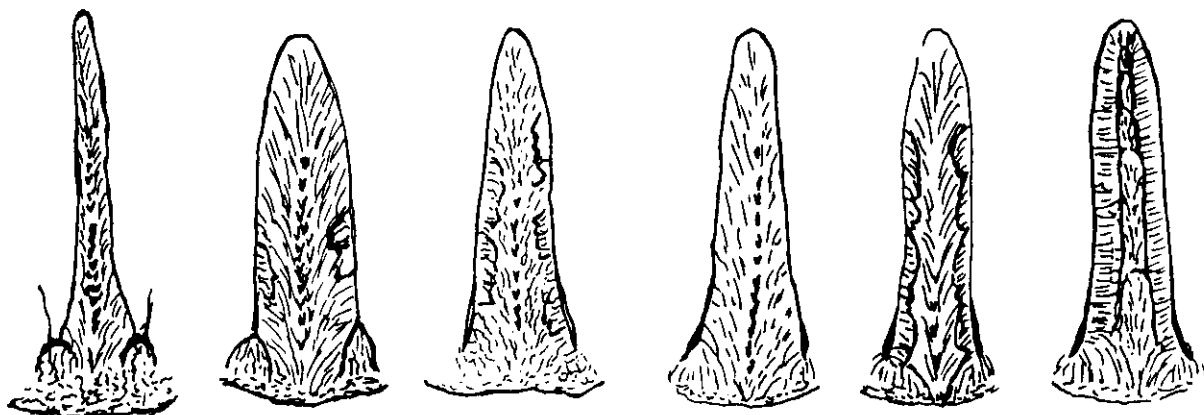
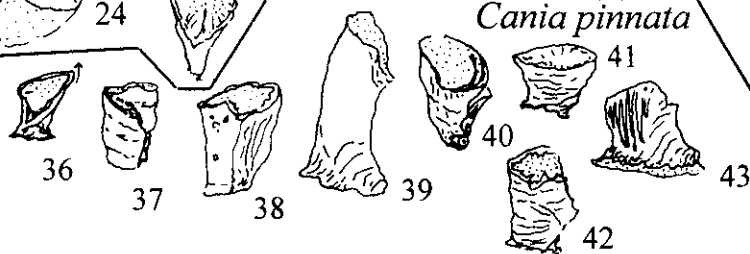
C. pseudoheterophyllia



Cania simplex



Cania pinnata



C. pinnata
C. sp. 1

C. simplex

C. griffithoides

C. griffithoides

C. pseudoheterophyllia

C. pseudoheterophyllia

Las pruebas presentadas para apoyar la tesis de esta relación, consisten en la homogeneidad de los caracteres microestructurales, que implica un mismo tipo de construcción esquelética, y por otro lado, la existencia de ejemplares que poseen morfologías intermedias.

Estos ejemplares son SSE/18-20 (fig. 30-4), que muestra una morfología aún antipinnada pero ya ligeramente amortiguada hacia la igualación de los cuadrantes, SSE/24-10 (fig. 30-3), con una morfología intermedia también en el cáliz pero de modo diferente a 18-20 (estructuras más gruesas), 10-30 (fig. 33-1) de *C. pinnata*, que a pesar de ser pinnado muestra aspectos del antipinnamiento hasta el mismo cáliz o en general la variabilidad descrita en la disposición septal para esta especie, en la que la fósula cardinal se sigue manteniendo en el lado convexo.

La hipótesis con la que hemos intentado explicar la identidad de los ejemplares de la Sierra de la Estrella y su variabilidad morfológica, está íntimamente relacionada con el cambio en la forma externa y quizás con una diferencia en la relación con el sustrato (fig. 36 y su interpretación paleoecológica en la fig. 37).

La existencia de procesos de adaptación al mismo, generalizadas en *C. pinnata* y ausentes en *C. simplex*, se correlacionan de manera total con un cambio en la forma externa y en el hábito de crecimiento. Este ha sido uno de los criterios para incluir en un grupo u otro los ejemplares menos definidos como 18-20 ó 24-10.

En cualquier caso la diferencia está correlacionada con el nivel y sus condiciones ambientales, así *C. simplex* proviene principalmente del nivel 18 y *C. pinnata*, de los niveles 10 y 14'. Al menos en este último nivel, el 14', puede demostrarse que los ejemplares estudiados crecieron en el medio de sedimentación oolítico, como demuestran sus adaptaciones al sustrato, y que muchos de ellos fueron enterrados en posición de vida.

En los ejemplares de *C. pinnata* el carácter antipinnado apical desaparece muy tempranamente y en los ejemplares intermedios como 18-20 sin embargo sólo se amortigua cerca de la base calicular.

Microestructuralmente, existen diferencias leves entre *C. simplex* y *C. pinnata*, ocasionadas principalmente por los diferentes grosores alcanzados en ambos grupos, circunstancia relacionada con la muralla externa gruesa de *C. pinnata*, distinta de la de *C. simplex*, diferencia que se expresa en la microestructura.

Los grosores septales menores en *C. pinnata* implican también que el carácter "aterciopelado" de la lámina convencional sea más conspicuo, además de una casi total ausencia de diferenciación de fases en los septos (parte inferior de la figura 36).

***C-2-4) Discusión general para el grupo 1º**

Todo este grupo 1º está caracterizado principalmente por la microestructura. Dicha tipología microestructural sólo se ha observado en *Cyathaxonia* y en alguna otra forma de menor desarrollo (ver Gen. et sp. indet. nº2 en el capítulo de "Miscelánea"), en los CRSSD aquí estudiados, aunque, dentro de asociaciones de edades similares, también aparece en corales solitarios con disepimientos de géneros como *Clisiophyllum* ó *Aulophyllum*.

Basar la clasificación de un grupo mayor, más en criterios microestructurales que en criterios morfológicos (ver parte inferior de la fig. 36 con esquemas septales), es una novedad dentro de las tendencias de estudio en corales Rugosos (más aún en CRSSD), y por tanto hacemos hincapié en que debe ser tomada con cautela, hasta que no se compruebe cómo funciona esta estructuración en afloramientos equiparables de otros países.

***2-4-1) Nivel específico (fig. 36 y fig. 37).**

Las relaciones entre los afloramientos de los Santos y los de Guadiato para este grupo se verifican en detalle a través de *Cania pseudoheterophyllia* y *Cania simplex* (fig. 37). Ambos taxones son caninomorfos de escaso desarrollo y con una microestructura microfibrosa. La relación también puede establecerse entre la microestructura *C. griffithoides* y la del ejemplar SSE/13-2 (lám. V-8) incluido en *C. simplex* o a través de otros detalles. Las relaciones entre los taxones propuestos pensamos que siguen el esquema adjunto, en el que hemos hecho hincapié en la relación de las citadas diferencias con los diferentes hábitos de crecimiento (fig. 37). Las especies propuestas son:

***2-4-2-1) *Cania griffithoides*.**- Especie quizás cercana a *Zaprentoides griffithi* MILNE EDWARDS & Haime, 1851, según las figuraciones dadas por EASTON (1975, lámina 1, pag. 683). Dicha especie se basa en un sólo ejemplar del cual se conocen sólo un par de secciones transversales mediante peels (imposibilidad de observar correctamente la microestructura) del estado adulto (imposibilidad de cerciorarse si su crecimiento es realmente caninoide) y fotografías de su morfología externa. Este grado de conocimientos hace recomendable que, al igual que el género, no sea utilizada para la clasificación taxonómica, ya que además las posibilidades de completar su estudio son escasas (ver discusión en EASTON, 1975 o en la discusión siguiente incluida para el género).

Nuestra forma se caracteriza por alcanzar, en su desarrollo caninoide, el comienzo de la fase *cornucopiae*, aunque con una densidad septal más alta que en los demás grupos, incluyendo las especies inglesas de *Caninia* descritas en los trabajos de CARRUTHERS y HUDSON. Además su microestructura es típicamente abierta, de carácter fibrolamelar, pero nunca microfibrosa (aterciopelada).

***2-4-2-2) *Cania pseudoheterophyllia*.**- Se caracteriza por densidad septal, tamaño y desarrollo caninoide similar a *Caninia heterophyllia* HUDSON (1943c) pero con un estado adulto de tendencia casi-aular, microestructura "aterciopelada" y posibilidad de un mesoplasma vermicular.

***2-4-2-3) *Cania simplex*.**- Se caracteriza por un desarrollo caninoide menos avanzado que *C. heterophyllia*. El desarrollo caninoide completo es sustituido por una ligera tendencia hacia un pinnamiento secundario. La microestructura se caracteriza por ser típicamente

aterciopelada como en *Cania pseudoheterophyllia*, pero a diferencia de ésta última, los fascículos de eje y las líneas de sombra están muy desarrollados, mientras que la diferenciación de fases y el desarrollo vermicular del mesoplasma no aparecen prácticamente.

***2-4-2-4) *Cania pinnata*.**- Sin posible comparación bibliográfica, a excepción de algún parecido superficial con formas pinnadas de hapsifílidos. Se caracteriza por la aparición de pinnamiento secundario desde secciones apicales tempranas. Este desarrollo se correlaciona con la aparición de un hábito de crecimiento basado en procesos de fijación y adaptaciones al sustrato. La forma externa llega a ser trocoide y recta, de cáliz horizontal. Pueden aparecer septos menores en el cáliz. La microestructura es microfibrrosa como en *Cania pseudoheterophyllia* y *Cania simplex*, pero los elementos tienen menos desarrollo fibroso hacia la periferia de los septos, debido al menor grosor de las estructuras y por tanto la disposición en pluma está menos desarrollada. La muralla es más gruesa y su microestructura es más compleja y diferenciada.

***2-4-2-5) *Cania* sp.1.**- Se caracteriza por disposición radial, forma cilíndrica y posibilidad de desarrollo amplexoide. Las fases juveniles son cercanas a *C. simplex*. La microestructura es microfibrrosa, similar a la de las dos especies previas. Al igual que en el caso anterior, no parece haber referentes bibliográficos con los que establecer alguna comparación.

***2-4-2-6) *Cania?* sp.2.**- El ejemplar 14'-13 pertenece a un taxón diferente a todos los anteriores, pero no es posible proponer una especie con un sólo ejemplar. Las afinidades con otros grupos dentro de nuestros afloramientos o con morfologías descritas en la bibliografía son escasas (a excepción quizás de este grupo 1º) y de momento hemos de dejar abierta la cuestión. El ejemplar se caracteriza por poseer una ancha estereozona septal que incluye a los septos menores, disposición completamente radial con el eje cerrado por los finales septales y microestructura microfibrrosa.

***2-4-3) Nivel genérico.**-

Según nuestras observaciones, las formas del grupo 1º están claramente relacionadas y parecen formar parte de un mismo plexo de variación. Los géneros más cercanos, *Caninia* y *Zahrentoides*, tienen actualmente definiciones diferentes a la de nuestro grupo y la semejanza sólo se verifica parcialmente. HUDSON, basa su idea de *Caninia*, en la redesccripción de CARRUTHERS (1908). Para HUDSON, *Caninia* es "caninoide" (valga la redundancia) desde las primeras fases de crecimiento (ver HUDSON, 1944c, pag. 195, en donde diferencia esta ontogenia, de otra de tipo pinnado).

En principio, si atendemos a los estados adultos, de nuestro material sólo podríamos incluir *C. griffithoides*, *C. pseudoheterophyllia* y *C. simplex* (estas dos últimas con interrogación, ya que su desarrollo caninoide es restringido), mientras que *C. pinnata* y *C. sp.1* quedarían fuera del conjunto. Sin embargo considerando el concepto de HUDSON (1944c), como exponíamos en la introducción general, el desarrollo caninoide, como un carácter expresado desde los primeros estadios, dichas especies sí entrarían en la definición. La principal pega morfológica para la utilización de *Caninia* consiste en que en el desarrollo caninoide de nuestro conjunto nunca llegan a aparecer disepimientos, aunque existan ejemplares de gran tamaño y desarrollo amplexoide como LAI-50 ó SSE/13-2. El otro género de la colección que puede desarrollar disepimientos, *Rylstonia*, de hecho los desarrolla. Como ambas formas coexisten, no parece haber ningún argumento razonable para explicar la ausencia de disepimientos en nuestros caninomorfos, si estos pertenecieran al mismo grupo que *C. cornucopiae*.

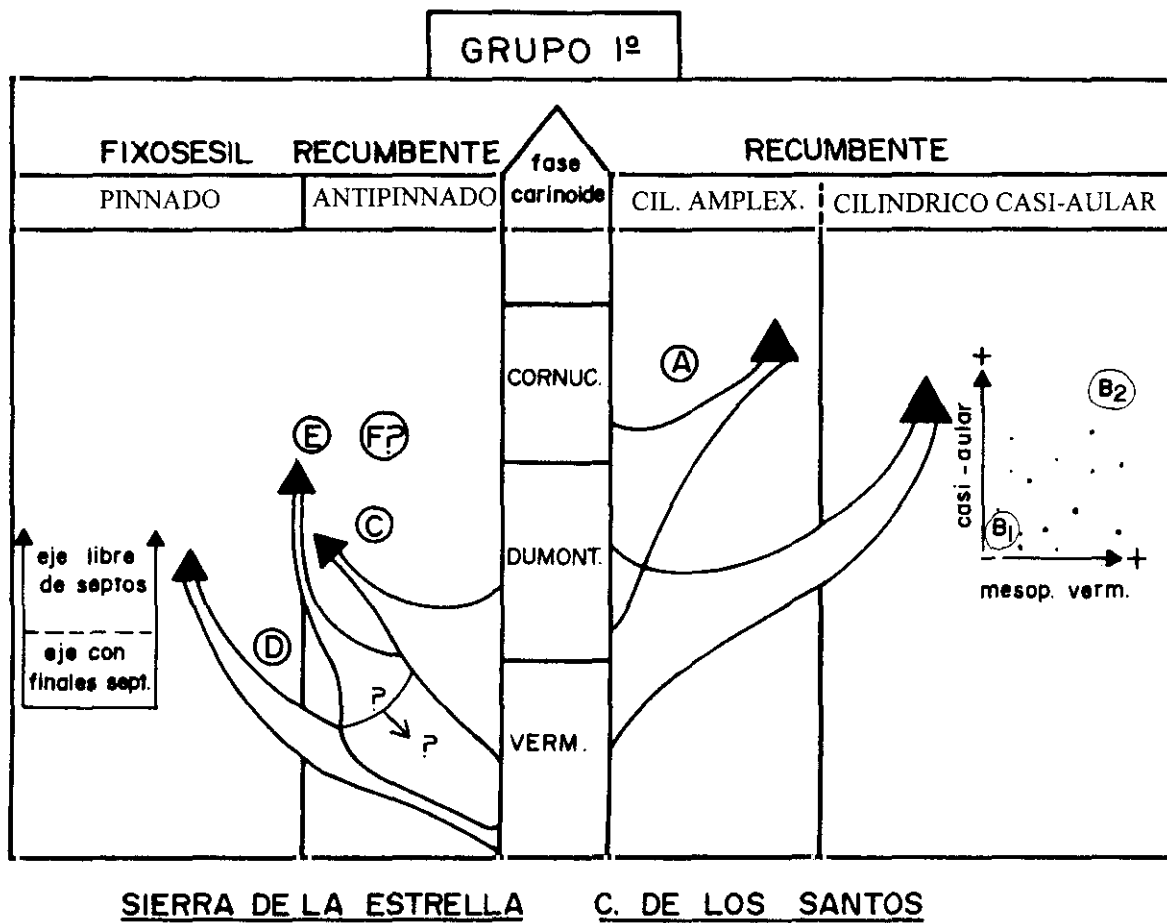


Figura 37: Fases de desarrollo en *Cania* y su relación con los hábitos de vida.

La única especie descrita de *Caninia* que no desarrolla disepimientos es *C. heterophyllia*³. HUDSON la consideraba una forma aberrante dentro del plexus de *C. cornucopiae*. Esta consideración está claramente fuera de lugar en nuestro material, ya que la variabilidad descrita es muy amplia y no abarca disepimientos, además de que los afloramientos estudiados son diferentes.

A pesar de todo *Caninia* no sería mala solución si no fuera porque además, las descripciones microestructurales que existen sobre el género, si bien incompletas, no parecen coincidir con nuestro material.

Así, SEMENOFF-TIAN-CHANSKY (1974a, pgs. 173 a 178) da noticia sobre la microestructura del material original (tanto de Irlanda como de Tournai, localidades tratadas por CARRUTHERS en su redefinición).

La microestructura del material del Tournaisiense superior es claramente lamelar tanto en la muralla como en los septos y con LMN completas (se estudió con LU). La especie nueva descrita por SEMENOFF TIAN-CHANSKY, *Caninia matea*, del Viseense superior, tiene una microestructura fibrosa cercana en cierto modo a la de *Rylstonia* (ver discusión de este grupo). En cualquier caso ninguna de las descripciones coincide con la microestructura de nuestras formas.

La relación entre *Caninia heterophyllia*, cuya microestructura no ha sido descrita (aunque por las fotos del trabajo original podría resultar similar a la de *Cania*), y las especies presentadas por nosotros, nos parece probable. Así existe la posibilidad de que dicha especie en realidad no perteneciera al grupo de especies de *Caninia cornucopiae*.

Dicho parecido podría extenderse también a la segunda especie de *Caninia* descrita por HUDSON (1944c), *Caninia lanceolata*, cuyos ejemplares que no superan el estadio *cornucopiae* son similares a nuestras especies caninoides, tanto morfológicamente como en el aspecto microestructural de las fotos. Sin embargo la especie tiene un mayor porcentaje de individuos desarrollados hasta la fase *cornucopiae-nystiana*, existiendo algunos casos con disepimientos transeptales y fenómenos de gerontismo, lo que impide incluirla con claridad.

El taxón que englobaría *Caninia heterophyllia* (quizás también *C. lanceolata*) y caninomorfos sin disepimientos similares como los nuestros, podría ser quizás, el género *Zaphrentoides*, que CARRUTHERS (1908) ya comparó con *Caninia cornucopiae*.

Este género da nombre a la familia Zaphrentoididae y dicha familia está caracterizada por desarrollar una fósula cardinal en el lado convexo (ver HILL, 1981, pag. F318).

Pero existe un inconveniente: se supone que los miembros de esta familia estarían relacionados con los Hapsiphyllidae, quizás compartiendo fases juveniles comunes (ver también SUTHERLAND, 1958 o EASTON 1975).

Si esto pudiera ser comprobado en el caso de *Zaphrentoides* entonces estaríamos totalmente seguros de que este género es diferente de *Cania*. Las dudas subsisten pues la ontogenia y microestructura de la especie tipo del género, *Zaphrentoides griffithi* MILNE EDWARDS & HAIME, 1851, no se conoce.

Dicha especie, designada como especie tipo por SCHINDEWOLF (1938), consta de un sólo ejemplar, que como ya hemos indicado con anterioridad está de momento mal estudiado (no se conocen ni microestructura ni ontogenia).

La posibilidad de estudiar topotipos de esta especie fue intentado infructuosamente por

Si las especies definidas en el siglo pasado como *Lophophyllum dumonti* MILNE EDWARDS & HAIME (1850-55), ó *Zaphrentis vermicularis* DE KONINCK (1872), que CARRUTHERS (1908) utilizó para definir las fases juveniles de *Caninia cornucopiae*, fueran realmente válidas, tampoco tienen disepimientos y podrían ser incluidas en la discusión.

EASTON (1975). Su trabajo demuestra que la procedencia original de este único ejemplar debe ser considerada hoy en día como desconocida.

A falta de los topotipos en sentido estricto, el autor americano busca en los museos ingleses ejemplares incluidos en la especie aunque sean provenientes de otras localidades. Entre los mismos observa que los ejemplares más parecidos provienen del Viseense medio de Forest Farm (al Sur de Swinscoe, cerca de Derby) a 110 millas al NO de Avon Gorge (lugar en donde se supone fue hallado el Holotipo de *Z. griffithi*).

Aún así tales ejemplares, a pesar de haber sido clasificados como *Z. griffithi*, no pertenecerían a la misma especie y EASTON, define con ellos una especie nueva, *Zaphrentoides* (*Zaphrentoides*) *neogriffithi*. De los 10 ejemplares incluidos en esta especie sólo el holotipo y un paratipo (siglas BMNH R. 306105 y 44018 respectivamente) fueron estudiados correctamente (el resto no fueron seccionados) y son los únicos que consideramos válidos.

La ontogenia del holotipo estudiada mediante cortes pulidos resulta confusa en la zona apical más densa, pero a pesar de todo parece claro que la disposición no es caninoide si no más bien fascicular. Una fotografía, también confusa, muestra al menos, que la microestructura tiene LMN perfectamente desarrolladas, aunque nada dice del estereoplasma, que el autor considera fibronormal. Todo ello demuestra que los dos ejemplares de *Z. neogriffithi* están claramente alejados de *Cania*, tanto morfológica como microestructuralmente.

Recapitulando, podemos proponer las siguientes soluciones taxonómicas a los razonamientos expuestos:

- Primera hipótesis: si la relación entre *Z. (Z.) griffithi* y *Z. (Z.) neogriffithi* fuera la que propone EASTON, entonces el género (o subgénero) *Zaphrentoides*, basado únicamente en los dos ejemplares de la segunda especie, podría ser considerado un miembro de *Zaphrentoididae* en el sentido de HILL (1981, pag. F318), con fases juveniles en cierto modo hapsifiloides (nunca caninoides) y un desarrollo adulto antipinnado. Este grupo se acercaría bastante a nuestro género nuevo *Convexiphyllum* (grupo 3º), por lo que éste debería ser incluido junto a la especie de EASTON en *Zaphrentoides*. Esta 1ª hipótesis apoya la definición de *Cania*, como un género nuevo diferente a *Zaphrentoides*.

- Segunda hipótesis: la relación establecida por EASTON está equivocada y el Holotipo de *Z. griffithi* tanto microestructural como morfológicamente, es cercano a nuestra especie *Cania griffithoides*. En este caso *Cania* entraría directamente en sinonimia con *Zaphrentoides*, aunque éste debería ser redefinido más o menos como aquí se define *Cania* y de momento sólo estaría formado por las especies que aquí proponemos más el único ejemplar de la especie tipo. Esta segunda hipótesis apoya la definición del género nuevo *Convexiphyllum* para abarcar el grupo de *Z. neogriffithi* y nuestro grupo 3º.

- Tercera hipótesis: la especie tipo, *Z. griffithi*, no pertenece ni a nuestro grupo 1º ni al grupo de *Z. neogriffithi* y nuestro grupo 3º. En este caso se justificaría la creación de dos géneros nuevos además del *Zaphrentoides* original.

- Cuarta hipótesis. Solución propuesta: en cualquiera de los tres casos, la elección de una posibilidad respecto a las demás depende de la caracterización de un sólo ejemplar que además no está bien localizado y que no tiene paratipos ni topotipos.

No poder reestudiar correctamente un taxón mal definido es en mi opinión razón suficiente para abandonarlo de momento y proponer con las colecciones conocidas otros taxones mejor contrastados. Esta es la actitud tomada en este trabajo. Estos nuevos taxones, por supuesto, no incluyen el Holotipo mal caracterizado, dejando abierta la posibilidad de que en el futuro, de alguna manera, pudiera realizarse el estudio requerido y así recuperar *Zaphrentoides*, con la posibilidad de la desaparición de alguno de los dos nombres nuevos aquí propuestos.

*2-4-4) *Nivel familiar.*-

Dado que el criterio interno que parece más claro para perfilar el grupo, es la microestructura, deberíamos intentar buscar en qué Familia son más corrientes las microestructuras descritas.

Los grupos que podemos citar dentro de CRSSD con microestructuras similares, están muy alejados en principio de nuestras formas.

Entre los mismos podríamos citar estreptelasmátáceos antiguos (por ejemplo *Briantelasma* o *Bowenelasma* con los que además coincide morfológicamente) o varios géneros de laccofilidos Devónicos (*Syringaxon*, *Barrandeophyllum* etc..) e incluso el género *Cyathaxonia* (sin duda relacionado con los citados laccofilidos) también tienen este tipo de organización.

En el trabajo de SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974a), que es el único trabajo monográfico basado en observaciones microestructurales realizadas mediante láminas ultrafinas, las organizaciones que denominamos de septos continuos y que quizás coinciden con las tipologías descritas como septos "monacantinos" (ver HILL, 1981) , son también propias de los géneros *Aulophyllum*, *Clisiophyllum* y *Auloclisia*, todos ellos pertenecientes a la Familia Aulophyllidae, subfamilia Aulophyllinae (el resto de géneros de la Familia y la subfamilia no tienen esta tipología septal).

Desde luego en esta Tesis no afirmamos que los caninomorfos del grupo 1ª pertenezcan decididamente a la citada familia, que está caracterizada por el desarrollo de estructura axial compleja (cosa que para nada puede intuirse en nuestro grupo) ni tampoco a ninguno de los grupos antiguos (con caracteres y tendencias morfológicas muy diferentes), ya que actualmente los datos son escasos y por tanto se desconoce el significado y alcance de los rasgos microestructurales, pero desde luego las microestructuras de todos ellos son similares y cabe la posibilidad de que en un futuro la solución de estas semejanzas sea sorprendente.

Por otro lado la relación de este grupo 1ª con la familia Cyathopsidae (*Caninia*), típicamente "fibronormal" con LMN o con la familia Hapsiphyllidae (*Zaphrentoides*) típicamente "lamelar" con LMN, deben ser deshechadas desde el punto de vista microestructural.

Tabla: Datos numéricos del género *Cania*

Cania griffithoides

Sigla	D-alar	N°sep	D/N°
LAI/4-1a	2.5	13	0.192
b	5.8	21	0.276
c	9.5	25	0.38
d	14.5	30	0.483
LAI/4-11a	2.7	11	0.245
b	5	19	0.263
c	7.7	23	0.335
d	8.5	26	0.327
e	10	30	0.333
f	12	32	0.375
LAI-65a	7.6	29	0.262
b	12.5	32	0.391
LAI-50a	19.2	37	0.519
b	23	37	0.622
LAI-68a	17.5	38	0.461
LAI-58a	10	27	0.37
d	17	36	0.472
LAI-45a	7.8	25	0.312
c	10	31	0.323
e	17.3	38	0.455
LAI-44a	13.5	32	0.422
b	17.5	37	0.473
LAI-95a	8.5	24	0.354
b	15.5	36	0.431
LAI-55c	15	33	0.455
LAI-36a	8	24	0.333
c	11.5	30	0.383
e	13	32	0.406
LAI-53	20.5	34	0.603
LAI-52a	18	38	0.474
LAI-110a	15	35	0.429
b	17.5	38	0.461
LAI-71a	7.5	26	0.288
CR/43-2a	11.2	31	0.361
SANaa-40a	8.4	27	0.311
b	17.5	35	0.5
SANaa-4a	11.6	29	0.4
b	12.6	30	0.42
LP1/7-35a	4	17	0.235
b	12.5	30	0.417
LP2/8-6a	8.5	24	0.354
b	17	35	0.486
SANbb-30a	16.4	35	0.469
SSE/13-2a	13.5	32	0.422
b	19.5	40	0.488
c	26	42	0.619
LAI-38	0	0	0

Cania simplex

Sigla	D-alar	N°sep	D/N°
SSE/18-7a	4.4	16	0.275
b	2.2	24	0.3
c	13.6	27	0.504
d	17	30	0.567
SSE/18-9a	4	16	0.25
b	7.8	20	0.39
c	10	24	0.417
d	13	26	0.5
e	16	30	0.533
SSE/18-6a	9	24	0.375
b	12.5	26	0.481
c	14.5	26	0.558
d	15.5	27	0.574
SSE/18-12a	2.4	11	0.218
b	5.1	16	0.319
c	9	24	0.375
d	14.6	28	0.521
SSE/18-22a	5	14	0.357
b	8	18	0.444
c	11.5	24	0.479
d	15	28	0.536
SSE/18-28a	4.2	14	0.3
b	5.2	19	0.274
c	8	23	0.348
d	9.6	25	0.384
e	12	27	0.444
SSE/18-34a	6	19	0.316
b	9.3	26	0.358
c	14.2	32	0.444
SSE/18-33a	3.6	17	0.212
b	5.7	22	0.259
c	7.5	27	0.278
d	10.6	29	0.366
e	12.3	30	0.41
SSE/18-20a	11.5	28	0.411
d	15	29	0.517
SSE/18-8a	10	24	0.417
b	14	29	0.483
SSE/24-10a	7.5	22	0.341
b	11.2	26	0.431
SSE/18-99a			####
b			####

Cania pinnatum

Sigla	D-alar	N°sep	D/N°
SSE/10-24a	7	20	0.35
b	12	26	0.462
c	13	27	0.481
SSE/10-30a	8	22	0.364
b	10	27	0.37
c	12.5	27	0.463
SSE/10-31a	5.5	18	0.306
b	8.5	23	0.37
c	10.5	26	0.404
SSE/10-47a	3.6	18	0.2
b	6.5	20	0.325
c	8.5	22	0.386
SSE/10-49a	5.5	19	0.289
b	9.5	26	0.365
SSE/10-53a	2.3	13	0.177
c	8.5	22	0.386
SSE/13-4	12	30	0.4
SSE/15-2a	10	24	0.417
b	14.5	26	0.558
SSE/15-10	6	20	0.3
SSE/15-10a	3	12	0.25
b	7	23	0.304
c	10.5	26	0.404
SSE/14-23	5	20	0.25
SSE/14-22a	8.9	19	0.468
b	12	25	0.48
SSE/14-13	10.5	23	0.457
SSE/14-11	8	23	0.348
SSE/14-10	4.5	18	0.25
SSE/14-3	10	30	0.333
SSE/14-1	8	22	0.364
SSE/14-30	5.5	15	0.367
SSE/14-29	6	19	0.316
SSE/22-5	9.8	26	0.377
SSE/24-3a	4.2	17	0.247
b	10.5	25	0.42
SSE/24-1a	8.2	26	0.315
b	13	30	0.433
c	14.5	31	0.468

Cania pseudoheterophyllia,
forma B

Sigla	D-alar	N°sep	D/N°
LAI/3a	3.7	13	0.285
b	8.5	21	0.405
c	12.2	26	0.469
d	15.3	28	0.546
LAI-113a	9.5	22	0.432
b	13	26	0.5
LP1/7-46a	3.2	14	0.229
b	7.5	21	0.357
c	10.5	25	0.42
LP2/8-62a	11.7	25	0.468
b	15	30	0.5
c	16.2	31	0.523
LAI/4-17a	6	16	0.375
b	7.5	20	0.375
c	12.5	28	0.446
d	18.5	34	0.544
SANaa-37a	10.8	28	0.386
b	16.7	32	0.527

Cania pseudoheterophyllia,
forma A

Sigla	D-alar	N°sep	D/N°
LAI/4-5a	7	24	0.292
LAI-92a	5	16	0.313
c	6.5	20	0.325
LP2/8-8a	3.2	12	0.267
b	9	23	0.391
c	13.5	28	0.482
LP2/8-32a	9.5	25	0.38
LP2/8-55a	4.3	16	0.269
c	8.7	22	0.395
d	13.5	27	0.5
SANba-3a	10.5	23	0.457
b	11.7	26	0.45
SANba-21a	9.2	24	0.383
b	10.7	25	0.428
SANba-43a	5.2	20	0.26
b	10.5	26	0.404
c	13	29	0.448

*C-3) **Grupo 2º.- Microestructura septal con LMN-LMC.-**

*C-3-1) **Introducción.-**

El grupo 2º basa su identidad microestructural, respecto a la microestructura abierta y continua del grupo 1º, en una clara diferenciación de fases. Morfológicamente, el desarrollo caninoide están también presente, pero su abundancia es menor, siendo corriente un modo de crecimiento de desarrollo radial y abierto axialmente.

En este grupo los ejemplares provienen casi exclusivamente de la cuenca de Los Santos.

Al igual que con el grupo 1º, definiremos un género nuevo que abarque las dos especies descritas. Las posibilidades en este caso de utilizar algún taxón ya presentado en la bibliografía, son aún menores que con *Cania*, como veremos en la discusión. La relación más evidente de estos ejemplares, sería de hecho con la misma *Cania* y la única cuestión, que de momento es de muy difícil solución, sería saber si exactamente la citada relación es una mera convergencia morfológica o por el contrario tiene una mayor importancia.

*C-3-2) **Maimonella** gen. nov.

- *Especie tipo*: *Maimonella variabilis*, ya que, de las dos especies incluídas, es la más numerosa y la que mejor refleja la problemática del grupo. El afloramiento principal es el de La Alameda, unidad 4 en Los Santos de Maimona (base del Viseense superior).
- *Derivatio nomini*: dado que el género proviene casi exclusivamente de Los Santos, el nombre elegido hace referencia a la localidad que da nombre a la cuenca de Los Santos de Maimona, situada en el extremo SE de la misma.
- *Diagnosis*: "Corales caracterizados por un desarrollo morfológico que varía entre caninoide y radial con un hueco axial libre de septos, aunque de evolución variable. La fósula cardinal ocupa el lado convexo en aquellos ejemplares con curvatura diferenciada. La microestructura desarrolla un mesoplasma claramente separado, que varía en la ontogenia desde una LMN poco madura en las regiones más cerradas, a una LMC amplia y formada por dominios rómbicos. El estereoplasma, claramente diferenciado, tiene naturaleza microelemental variada, con una organización general en falso diedro".
- *Comentario*: los ejemplares de este grupo son típicos de los afloramientos de Los Santos, aunque hasta el momento no habían sido diferenciados ni descritos, a excepción de tres ejemplares clasificados como *Amplexus* sp. (LAI-43, LAI-63 y LAI-57), en RODRÍGUEZ & FALCES (1992). En la cuenca del Guadiato, sin embargo son claramente escasos (2 especímenes) por lo que los intentaremos incluir en los grupos definidos en Los Santos, siempre estudiando las diferencias y posible situación taxonómica respecto a las formas a las que las referimos. Como decíamos en la introducción al grupo la única relación clara que podemos establecer se refiere al género *Cania*.

* C-3-2-1) *Maimonella variabilis* sp. nov.

- Sinonimia*: Incluimos en esta especie los tres ejemplares clasificados como *Amplexus* sp. en RODRÍGUEZ & FALCES (1992).
- Derivatio nomini*: El nombre de la especie hace referencia a la gran variabilidad morfológica observada.
- Holotipo*: Elegimos el ejemplar LAII/4-13, que tiene caracteres intermedios entre todos los del grupo y además está estudiado mediante 7 cortes en lámina delgada (uno de ellos lámina ultrafina, otro una longitudinal y las restantes, secciones transversales desde el ápice).
- Diagnosis*: "*Maimonella* caracterizada por una gran variabilidad morfológica, con formas tanto erectas como recumbentes; en todos los casos el septo antípoda no llega a destacar sobre los demás metaseptos y el cardinal es conspicuo, no retirándose hasta más allá de la base del cáliz. La microestructura está caracterizada por un mesoplasma con gran desarrollo de rombos y por un estereoplasma intermedio, lamelar-fibroso".
- *Comentario*: dada la citada variabilidad hemos dividido la exposición de la especie en dos formas distintas, que iremos comparando a lo largo de la exposición.

*C-3-2-1-1) *Maimonella variabilis*: **Forma A.-**

*1-1-1) *Material*.-

Comenzamos la descripción con el conjunto más numeroso de los que constituyen el grupo. Está formado por 21 ejemplares que son los siguientes (el orden corresponde al nivel estratigráfico creciente y dentro de cada nivel, a tamaños crecientes. En negrita se indican los ejemplares con lámina ultrafina): Unidad 3: SC/3-6; Unidad 4: LAI-88, LAI-112, LAII/4-18, **LAI-114**, LAI-115, **LAII/4-13**, LAI-63, **LAI-91**, LAI-43, LAI-96, LAII'-1, LAI-48, **CR/43-1**, LAI-57 y LAIII/4-1; Unidad 5: LAII/6-13; Unidad 6: LP2/8-21, LP2/9-26, LP2/9-45, y SANba-16.

*1-1-2) *Forma externa* (fig. 43).-

Corales de tamaño variable (en el cuadro de variabilidad que se adjunta, fig. 42, los ejemplares están colocados según los tamaños totales crecientes). La variación está entre 15mm (LP2/8-21) y 60mm de longitud (LAIII/4-1 ó LP2/9-45, fig. 43-21 y 19 respectivamente), por 10mm (LP2/8-21) a 23mm (LAIII/4-1) de anchura máxima. Las formas más frecuentes alcanzan 30-40 mm de longitud por 14-16mm de anchura máxima (un ejemplo, LAII-4-13, fig. 43-20).

La forma es ceratoide-erecta ya que la curvatura tiende a perderse hacia el cáliz. Dicho cáliz varía entre una profundidad media (aspa en el cuadro de la fig. 42) a baja (asterisco). La orientación de la base calicular tiende a ser horizontal.

Bastantes ejemplares dentro del conjunto llegan a desarrollar hábito cilíndrico (LAII/4-18, LAI-43, LAI-63, y LAIII/4-1, ver fig. 43).

La muralla externa es lisa y fina pudiéndose marcar grandes constricciones, principalmente en algunos de los ejemplares cilíndricos (LAI-57, LAIII/4-1, fig. 43-9 y 21), que incluso pueden verse acompañados de ligeros rejuvenecimientos (sólo en el caso de LAI-57). No se observa ningún ejemplar con procesos de fijación al sustrato, aunque sí algún fenómeno

se observa ningún ejemplar con procesos de fijación al sustrato, aunque sí algún fenómeno patológico (LP2/8-31, en fig. 39-2).

***1-1-3) Morfología interna. Variabilidad y ontogenia (figs. 38, 39 y 40).-**

El grupo que estamos analizando tiene como uno de sus caracteres más conspicuos, el desarrollo de un hueco axial que varía desde casi aular hasta amplexoide.

La evolución de esta región del coral nos va a servir para hablar de tres fases posibles de desarrollo en los ejemplares que a su vez nos servirá también para la forma B (ver fig. 42). Para ello asumimos una sucesión de cambios ideal, que como en el caso del plexo de *C. cornucopiae*, no siempre se ajusta completamente al desarrollo, pero que nos será útil como referencia.

La geometría o disposición del aparato septal es básicamente radial. Respecto a dicha geometría definimos los siguientes estados:

-Estado compacto (lám. VIII-1 y fig. 38-8a). Los septos llegan hasta el eje y suele observarse una tendencia antipinnada. Las estructuras son de máximo grosor. Este estado es previo a la apertura del hueco axial.

-Estado casi-aular (lám. VIII-2, 3 y 5). Al igual que en *Cania pseudoheterophyllia*, existe una apertura axial más o menos amplia, en la que el hueco formado no se estructura en principio ni como un verdadero aulos con paredes limitantes etc... ni tampoco como una región de verdadero desarrollo amplexoide. Adoptamos dicha denominación por el parecido con *Cania pseudoheterophyllia*, aunque el desarrollo aular está en este caso menos marcado. Por otro lado, como se puede apreciar en el cuadro adjunto, hemos diferenciado entre casi-aular tardío y casi-aular temprano, según a qué altura del coral comienza el desarrollo de la apertura.

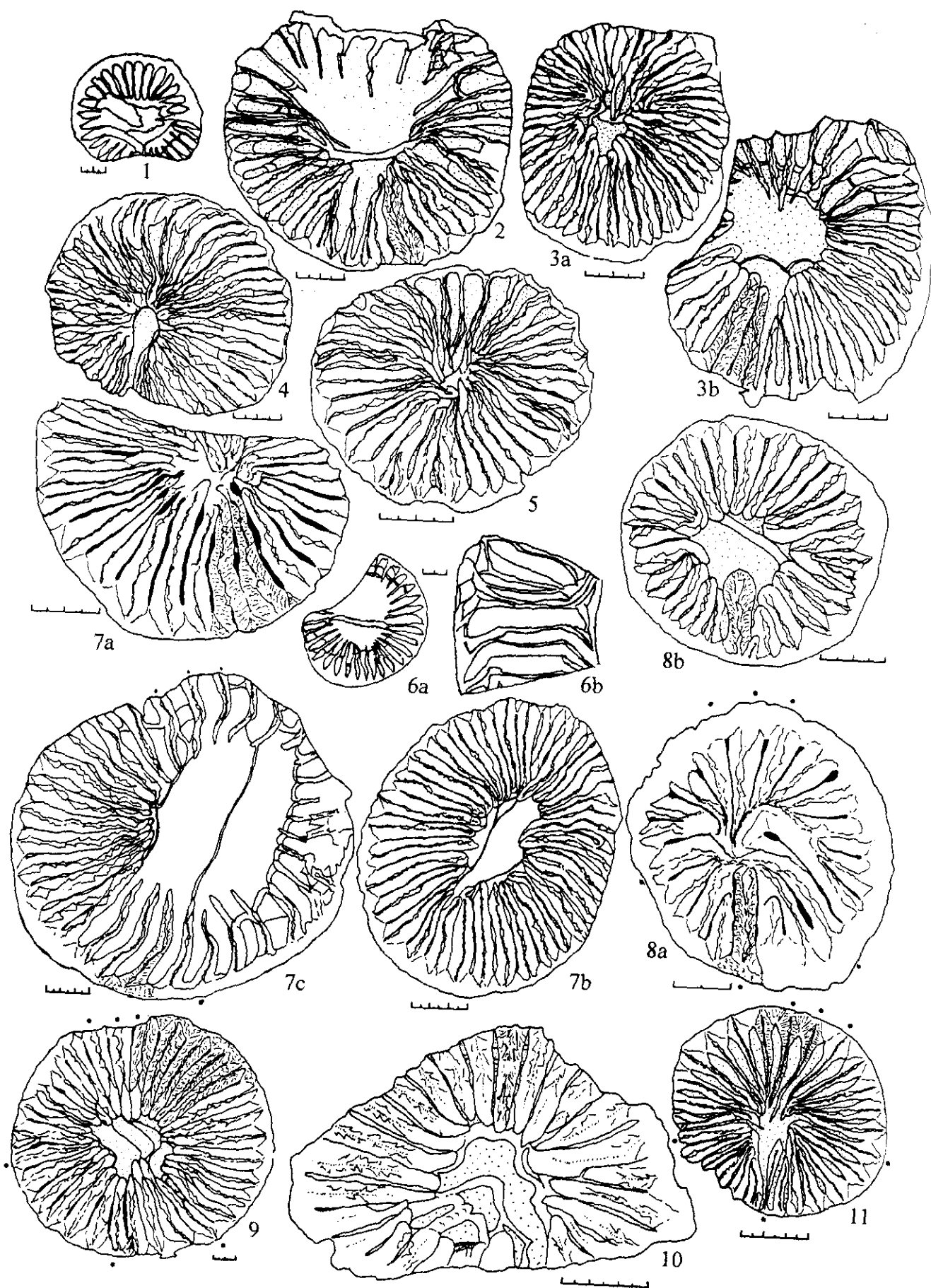
-Estado amplexoide (lám. VIII-4, lám. VII-1). Algunos ejemplares llegan a desarrollar efectivamente un desarrollo típicamente amplexoide que coincide con su forma externa cilíndrica. Este estadio suele ser correlativo con el anterior, al menos en los ejemplares LAIII/4-1 (fig. 38-7) y en CA/43-1 (lám. VII-7) y por tanto tiene más posibilidades de ser alcanzado por los ejemplares de mayor tamaño. Sin embargo LAII/4-18, mucho más pequeño (ver cuadro, fig. 42), también llega al citado desarrollo y LAII/4-13, de un tamaño medio, muestra la aparición (lám., VIII-4) y desaparición (lám., VIII-5) de una fase amplexoide en su crecimiento.

Las secciones compactas en ejemplares que se abren tardíamente como por ejemplo CA/43-1 (lám. VII-7), LAI-96 (fig. 39-5), LP2/9-26 (lám. VII-2 o fig. 39-3 y 4) ó LAI-88 (fig. 38-3), son bastante parecidas a las secciones en la base del cáliz de los ejemplares de la forma B como LAI-111, SC/3-27, LP2/9-28, etc..., lo cual relaciona claramente ambos grupos (ver fig. 42).

La morfología compacta en ejemplares de apertura tardía es de simetría claramente radial, con todos los septos mayores igualados llegando hasta el eje, lo que hace a veces difícil el reconocimiento de los protoseptos. El septo cardinal suele estar algo más marcado que los demás (CA/43-1, en lám. VII-7 ó LAI-112, en fig. 38-8).

Figura 38.- Morfología interna en *Maimonella variabilis*.-

- 1.- LAI-63. 2.- LAI-115. 3a-b.- LAI-88. 4.- LP2/9-28. 5.- SC/3-27. (Secciones transversales).
6a-b.- LAI-4. a.- sección transversal. b.- sección longitudinal.
7a-c.- LAIII/4-1. 8a-b.- LAI-112. 9.- LAI-114. 10.- LAI-91. 11.- LAII'-4. (Secciones transversales).
Las escalas tienen divisiones de 0,5 mm.



Esto no sucede con las secciones compactas de aquellos ejemplares que se abren más tempranamente; pues muestran una morfología menos diferenciada, ligeramente antipinnada (ver por ejemplo LAII/4-13, en lám. VIII, SANba-16, en fig. 40-3 ó LAI-112, en fig. 38-8). Sin embargo el parecido puede restablecerse cuando tiene lugar una reversión o cierre parcial hacia el cáliz, en la región axial (comparar las secciones 4ª y 5ª de LAII/4-13, lám. VIII).

La base del cáliz registra un ritmo de apertura que suele comenzar ligeramente antes por la zona antípoda. Esta observación, evidente por ejemplo en LAI-96 (lám. VII-5), así como la situación de la zona cardinal en el lado convexo (siempre que la curvatura pueda determinarse) y las fases juveniles (fig. 38-8a) con ligera tendencia antipinnada nos relacionan el grupo, aunque sólo sea levemente, con el patrón caninoide, tal y como aparece en parte de *Cania pseudoheterophyllia*.

La cavidad axial puede llegar a ocupar hasta la mitad del diámetro total. La extensión de dicha apertura es claramente variable, muchas veces indicativo de un crecimiento amplexoide incipiente (por ejemplo LAII/4-13, lám. VIII-4 ó LAI-96, Lám. VII-5b).

Las tábulas son planas y quizás levemente convexas e inclinadas en corte C-K (LAII/4-13, lám. VIII-3 ó SANba-16, fig. 40-3), aunque en corte alar se observa la tendencia aular (tábulas deprimidas) más claramente. A excepción de las regiones amplexoides, la mayor parte de las veces, las tábulas son bastante escasas. En secciones juveniles están inclinadas hacia la región cóncava de la curvatura.

Los ejemplares amplexoides pasan en su ontogenia por el estadio casi-aular (ejemplar LAIII/4-1, fig. 38-7 y CR/43-1, lám. VII-7, pues los ejemplares LAII/4-18, LAI-43, lám. VII-1 y LAI-63, lám. VII-8, no conservan más que la zona amplexoide). En dicho estado lo único que cambia realmente es el desarrollo tabular más regular y abundante y la orientación de las tábulas, que es ya más o menos horizontal. Dichas tábulas son completas, planas y con los bordes externos deprimidos.

La estimación de la densidad septal, como podemos ver en el cuadro adjunto (fig. 42) nos indica que la media se sitúa alrededor de 15mm y 32-33 septos mayores, aunque la variabilidad respecto a estos valores es bastante grande. El valor claramente más extraño corresponde LAI-57, que con 15,5mm sólo posee 27 septos mayores. Este caso es debido a que el crecimiento es patológico en uno de los sectores de la sección, de modo que una masa esquelética informe sustituye a algunos septos. El ejemplar, que por otro lado es el que muestra un crecimiento más heterogéneo en el grupo, acaba por recuperarse hasta los 31 septos mayores, que a pesar de todo y como sucede también en el resto de ejemplares amplexoides grandes, es bastante pequeño para el diámetro alcanzado.

Los caracteres morfológicos de la zona marginal o marginario, son bastante constantes. La muralla externa es fina y lisa y no muestra continuidad con las bases septales de las que está separada por contactos netos o suturados. Los septos menores prácticamente no llegan a desarrollarse, ni siquiera en los ejemplares más avanzados estructuralmente, como son las morfologías amplexoides.

Figura 39.- Morfología interna en *Maimonella variabilis*.-

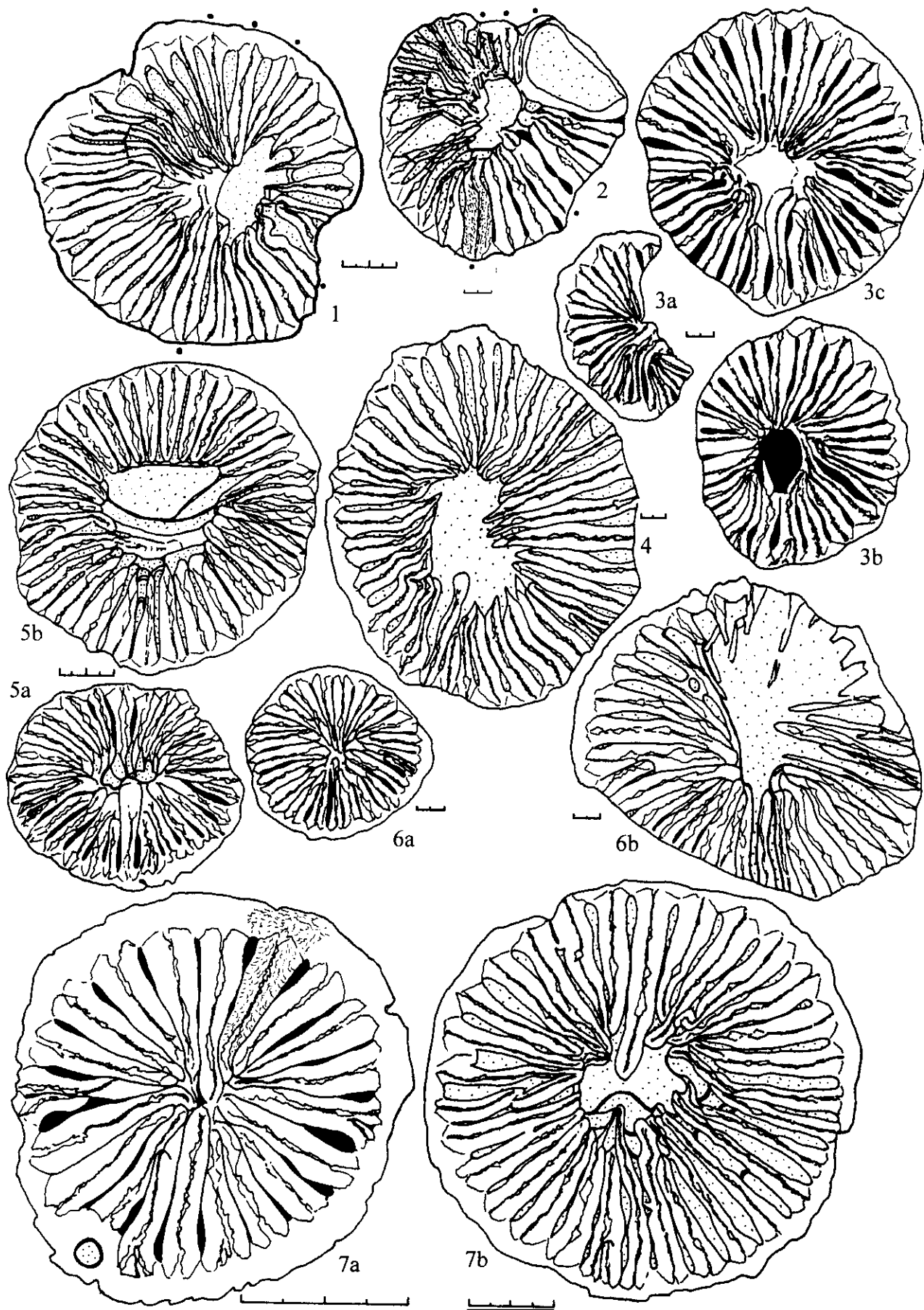
1.- LP2/9-4. 2.- LP2/8-31. Secciones transversales.

3a-c y 4.- LP2/9-26. Secciones seriadas.

5a-b.- LAI-96. 6a-b.- LP2/8-52.

7.- LP1/7-36. Secciones transversales.

Las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.



***C-3-2-1-2) *Maimonella variabilis*, Forma B.-**

***2-1-2-3) *Material*.-**

En B hay ya algún componente añadido proveniente de la Sierra de la Estrella. Este subgrupo está formado por los siguientes ejemplares (son 17 y el orden corresponde al nivel estratigráfico creciente y dentro de cada nivel, a tamaños crecientes): Unidad 3: SC/3-27; Unidad 4: LAI-78, LAI-111, LAI-89, SANaa-20, LAII'-4 SANaa-34, LAII/4-19, SANaa-1, LAI-99; Unidad 6: LP2/9-28, SANba-38, LP2/8-107, LP2/8-52 y LP1/7-36. En la Sierra de la Estrella: SSE/18-100 y SSE/18-48.

***2-1-2-4) *Forma externa* (fig. 43-1 al 7).-**

A diferencia de la forma A, en este grupo los ejemplares más desarrollados tiene curvatura marcada y el cáliz es más oblicuo, abierto y profundo. A pesar de todo también se observan ejemplares erectos (LAII'-4, fig. 43-2) o también con algunos cambios en la dirección de crecimiento (LAII/4-19, fig. 43-1).

La variabilidad en los tamaños es menor sin que se observen ejemplares de tendencia cilíndrica. La longitud oscila entre 15mm (SC/3-27,) y 35mm (LAII/4-19), y los diámetros máximos entre 9mm (SC/3-27) y 15,5mm (LAI-99).

La muralla externa es lisa y fina. No se observan rejuvenecimientos ni procesos de adaptación al sustrato.

***2-1-2-5) *Morfología interna. Ontogenia y variabilidad*.-**

Dado el mayor desarrollo de la curvatura de esta parte de la especie, la simetría interna de los elementos septales vuelve a tener organización antipinnada. Esto se refleja en un aumento en la longitud del septo K en las secciones juveniles, aunque esta disposición desaparece hacia el cáliz, a pesar de no existir un cambio en la curvatura.

En términos caninoides podríamos decir que los ejemplares más desarrollados (LP2/8-52 ó SANaa-1, fig. 40-4) de este grupo alcanzan la mitad de la fase *dumonti*. Este desarrollo, y el aspecto general de las secciones en la base del cáliz son muy parecidas a alguno de los ejemplares de *Cania pseudoheterophyllia* (recordemos a LP2/8-55, fig. 26-2). Sin embargo tienen mayor densidad septal (a los 13mm la citada forma B no supera los 28 SM, mientras que este grupo llega a los 32-33 SM) y el septo antípoda se iguala antes. Además la apertura axial que se observa en la base del cáliz de los ejemplares (ver por ejemplo SANaa-20, fig. 40-2) es menos marcada y definitiva que la de *Cania pseudoheterophyllia*. Aún así las principales diferencias entre ambos son microestructurales, como veremos más adelante.

Las formas compactas son bastante parecidas a las secciones compactas de los ejemplares casi-aulares tardíos del grupo anterior (por ejemplo comparar LAII'-4, fig. 38-11, con la sección previa a la apertura axial en CA/43-1 de la forma A, lám. VII-7).

Sin embargo en ejemplares como SC/3-27 (fig. 38-5), LP2/9-28 (fig. 38-4) ó SANba-38 (fig. 40-1), la semejanza es menor ya que tales ejemplares muestran tendencia a la oblicuidad calicular típica de los ejemplares característicos de la forma. Esta oblicuidad se refleja en el ritmo de retirada septal acelerado en las regiones antípodas (los adelgazamientos a veces son heterogéneos, por ejemplo LP2/9-28, fig. 38-4).

Figura 40.- Morfología interna en *Maimonella variabilis* (ejemplares siglados como SAN, recogidos por el Doctor J. Rinkleff y los dos ejemplares de la Sierra de la Estrella).-

1.-SANba-38 2.-SANaa-20. 3a-b.-SANba-16. 4a-b.-SANaa-1. 5a-b.-SSE/18-48.
6.- SSE/18-74. 7.-SANaa-34.

Las divisiones de la escala son de 0.5 mm.



Por otro lado la retirada provoca una leve apertura semicircular orientada hacia la zona antípoda, que parece la zona axial de una fósula (LP2/8-52, fig. 39-6b). El septo cardinal sin embargo ocuparía el lado convexo, que pertenece normalmente al septo K en dicha morfología.

Esta leve apertura axial es quizás el anuncio de lo que, más desarrollado, podemos observar en los ejemplares típicos de la forma A y por tanto cabría pensar que son ejemplares juveniles. Sin embargo algunos con este estadio de desarrollo (SANaa-1, fig. 40-4b) pero de mayor tamaño y rombos notables, parecen indicar que a parte de esta posibilidad existe otra, que contempla el desarrollo compacto como una alternativa en la madurez del grupo, alternativa basada en un proceso de persistencia de dichos caracteres.

Por otro lado, ejemplares como LAI-111 (lám VII-6) ó LP1/7-36 (fig. 39-7) muestran en su tipología compacta una repentina apertura, más marcada y amplia que en el caso anterior, que recuerda el comienzo de la fase casi-auricular de A. Ambos ejemplares, junto con LAII'-4 (fig. 38-11), tienen el crecimiento más erecto del grupo, lo cual explicaría su mayor cercanía con el grupo A.

Los ejemplares de la Sierra de la Estrella, son muy parecidos entre ellos, con la lástima de tener ambos el cáliz incompleto (fig. 40-5 y 6). La principal diferencia morfológica con los ejemplares más desarrollados de los Santos (SANaa-20, SANaa-34, LP2/8-52 y SANaa1) es que no muestran apertura axial y su tamaño es similar al de los ejemplares pequeños del grupo.

***C-3-2-1-3) Microestructura para las formas A y B.-**

Estas formas se caracterizan por la posesión de un mesoplasma diferenciado que varía desde una LMN poco madura hasta una LMC de contornos aserrados en forma de rombos sucesivos. Además el estereoplasma alrededor, nítidamente delimitado, se desarrolla con disposición en falso diedro, dentro de la cual existen variaciones en la naturaleza de los microelementos implicados, que van desde lamelares a fibrosos.

***2-1-3-1) Mesoplasma.-**

Las LMN, que al menos aparecen siempre en los cortes apicales, tienen por lo común un aspecto inestable y poco maduro. Se quiere decir con esto que a diferencia de otras LMN, las de este grupo resultan muchas veces levemente abiertas, siendo escasamente granulares, como sería propio de las LMN en cremallera, y sin embargo dando paso con asiduidad a fascículos de eje incipientes remarcados por impurezas. Este estado de apertura latente puede ocupar todo el coral o bien desaparecer tempranamente, dando paso en su lugar a un progresivo desarrollo de los rombos mesoplásmicos.

En las LMN en estado de latente apertura podemos observar las zonas más cerradas con la tonalidad oscura típica de una LMN debida a los contactos suturados, conviviendo con los ápices de los pequeños fascículos de eje incipientes, que dan también la tonalidad oscura de las inclusiones o líneas de sombra (buenos ejemplos son LAII'-4 ver lám. VII-9, LAI-106, lám. VIII-11, o un detalle microestructural del ejemplar LAI-114 en la figura 42-4).

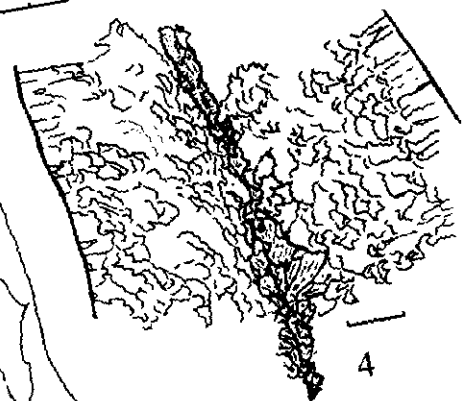
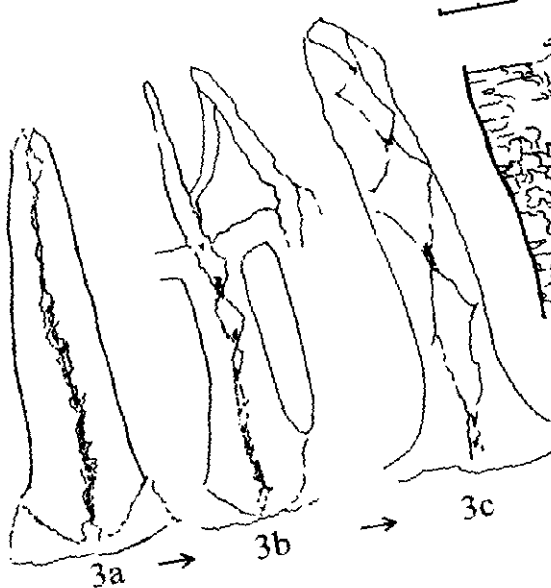
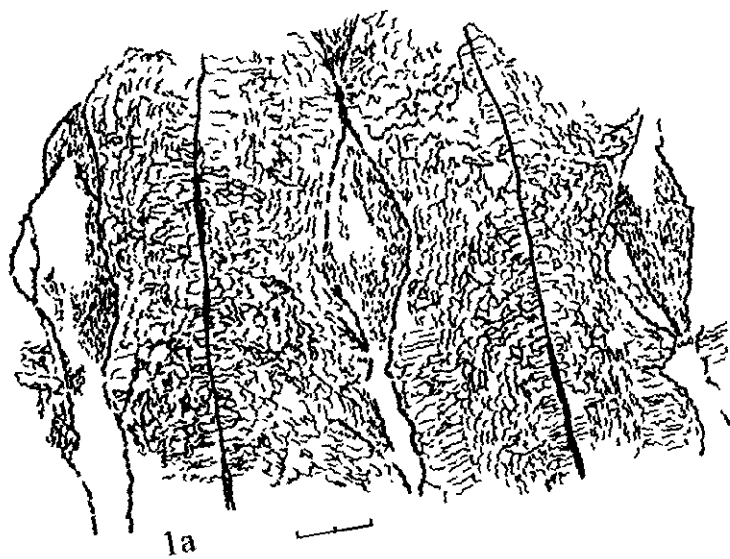
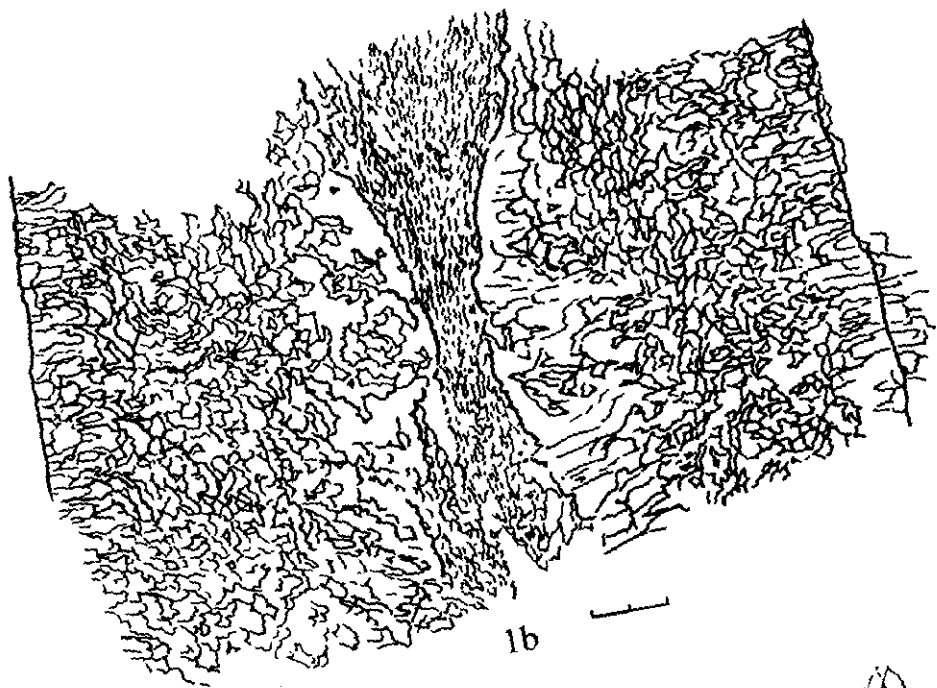
Figura 41.- Microestructura en *Maimonella variabilis*, basada principalmente en el Holotipo (ejemp. LAII/4-13).-

1a-b.- Esquema general y detalle de una zona septal en el cáliz de LAII/4-13, con una típica estructura en rombos del mesoplasma (la escala en 1a son 100 micras y en 1b 50 micras).

2.- Aspecto de una base septal y muralla externa del mismo ejemplar (escala 50 micras).

3a-c.- Esquema con la evolución ontogénica del mesoplasma en LAII/4-13 (ver la lám. VIII).

4.- Microestructura de detalle en un septo cerrado de LAI-114. Obsérvese la tendencia de la lámina media a abrirse y el escaso desarrollo microgranular. (escala 50 micras).



Si finalmente arranca el desarrollo mesoplásmico independiente, los fascículos de eje empiezan a perder su tonalidad apical quizás debido a su progresiva fusión en el eje septal. El mesoplasma comienza a desarrollarse lateralmente, consiguiendo grosores que pueden alcanzar en los ángulos del rombo, todo el espesor del septo (para una evolución completa en el holotipo, ver la lám. VIII).

Espacialmente nos imaginamos la acreción de este mesoplasma como si fuera una duna piramidal que avanzara desde el ápice hacia arriba y hacia el eje del coral. El lomo de la pirámide crecería mediante el tejido fascicular granulo fibroso. Sin embargo las zonas laterales serían rápidamente ocupadas por los elementos de naturaleza más bien lamelar que hemos denominado lamelas suaves, que citábamos también para *Cania griffithoides*.

La estructura interna de este mesoplasma sería en *jet d'au*, con un desarrollo angulado y abierto. En realidad este mesoplasma internamente se acerca a la estructura de los septos en *Cania griffithoides*. Como para ratificar esta relación, tenemos un ejemplar, LAI-91 (fig. 38-10 y lám. VIII-11), con características microestructurales en el cáliz cercanas a *Cania griffithoides*. Sin embargo, tanto su morfología con hueco axial desarrollada tempranamente, como las secciones apicales en las que podemos observar el desarrollo parcial de LMN incipientes, incluyen el ejemplar en el presente grupo.

***2-1-3-3) *Estereoplasma*.-**

Los rombos del mesoplasma dejan un relieve que ha de ser rellenado por la siguiente fase. El relleno estereoplásmico comienza en las paredes mesoplásmicas normalmente mediante elementos lamelares que tienen escaso desarrollo, dando paso rápidamente a elementos tridentes de mayor o menor tamaño que crecen hasta rellenar el relieve, o bien directamente con elementos tridentes (ver fig. 42-1).

Posteriormente el crecimiento tridente fibroso puede detenerse para dar paso a una nueva capa lamelar, preferentemente oblicua, que al final de su desarrollo vuelve a formar elementos fibrosos que dibujan el borde externo del septo. Estas capas sucesivas nunca están separadas por contactos netos.

Por supuesto este esquema es variable. Así, podemos tener ejemplares con LMN preponderantes que organizan su estereoplasma sin un relieve previo. Este estereoplasma puede estar formado por varias capas de lamelas-tridentes-fibras (LAI-48) o bien que su grosor total se deba a una sola fase fibrosa (LAII'-4, lám. VII-9) o una sola fase lamelar (CA/43-1). Algo parecido puede suceder con un mesoplasma claramente desarrollado, observándose tanto capas (LAII/4-13), como solamente lamelar (SANaa-1, fig. 40-4 ó LAI-115, fig. 38-2). Sin embargo no existe ningún caso de mesoplasma con rombos abruptos que desarrolle estereoplasma totalmente fibroso (esto se observa en otros grupos, ver *Duplostella fedorowskii*).

Como decíamos al principio, la organización a mayor escala de todas estas variantes, produce una geometría general en falso diedro más o menos acusada.

***2-1-3-4) *Microestructura en otras partes del esqueleto*.-**

Las murallas externas son finas y su estructura es en general sencilla. La naturaleza de los microelementos es generalmente lamelar en donde las lamelas son pequeñas y recurvadas de tendencia fibroide (lám. VIII-10). Localmente, cuando la muralla es ligeramente más gruesa pueden formarse capas discontinuas con una mayor tendencia fibrosa, e incluso algún zig-zag lamelar (CA/43-1). La secreción mural es independiente de las bases septales, que en muchos muestran una apariencia netamente "clavada". La lámina ultrafina longitudinal, tangencial a la muralla externa de LAI-114 (fig. 38-9), muestra que la organización de las ondulaciones murales

en la superficie, es escasa.

La microestructura de las tábulas (lámina ultrafina longitudinal alar de LAI-114) es lamelar, con elementos similares a la base del estereoplasma septal o de la muralla externa.

La variabilidad respecto a la microestructura de la muralla externa o de las tábulas es escasa, con la excepción del ejemplar LAII'-4 (fig. 38-11) de la forma B, cuya microestructura es casi totalmente fibrosa, incluyendo la muralla.

***2-1-3-5) Variabilidad microestructural.-**

En el gráfico adjunto (fig. 42) hemos intentado representar meso y estereoplasma. Por un lado la longitud de la flecha en cada ejemplar alcanza, el porcentaje relativo de estereoplasma lamelar (2) o fibroso (1) que hemos podido observar en los sucesivos cortes de cada espécimen.

Por otro lado el trazo de la flecha aserrado, semiaserrado o liso, vienen a indicar el grado de desarrollo de los rombos mesoplásmicos. Las partes basales de las flechas son siempre lisos, ya que en secciones cercanas a los ápices siempre tenemos el máximo desarrollo de las LMN en cada ejemplar.

La variabilidad de ambos caracteres es alta, lo que se refleja en la escasa correlación entre los grupos morfológicos definidos (A y B) y los posibles grupos microestructurales que se pudieran proponer.

Dicha variabilidad no soluciona la variabilidad morfológica y parece que lo único que podríamos distinguir son posibilidades diferentes dentro de un mismo grupo en el que se pueden observar pasos graduales (mosaico de caracteres). Así existen posibilidades microestructurales que no coinciden con posibilidades morfológicas, por ejemplo LAI-91 (casi-aular) respecto a *Cania griffithoides* (caninoide), como posibilidades microestructurales que sí coinciden con otras morfológicas, por ejemplo formas caninoides de B respecto a la siguiente especie de este grupo, *Maimonella lamellata*.

***C-3-2-1-4) Discusión sobre las relaciones entre A y B.-**

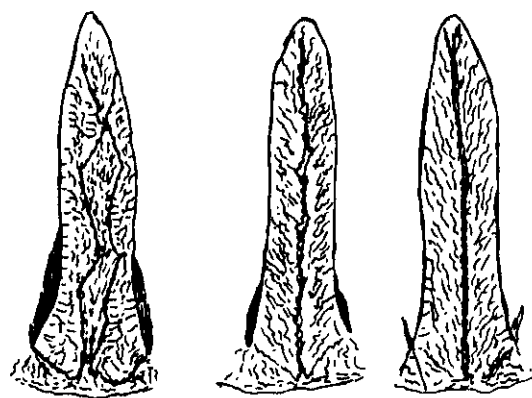
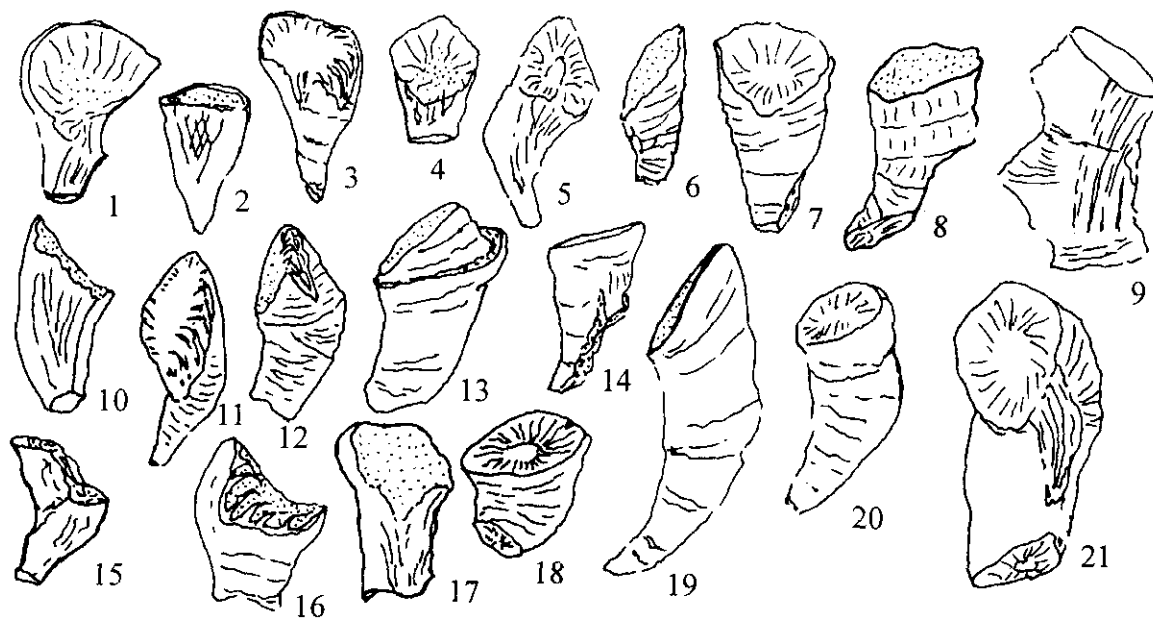
Tras las observaciones realizadas respecto a la variabilidad del grupo, no cabe duda de que de momento es imposible separar A de B y por tanto asumimos que pertenecen ambas a la misma especie.

Los ejemplares aparecen con mayor frecuencia en la unidad 4 (27 de 38, aproximadamente el 72%). De los 9 ejemplares hallados en la unidad 6 (los dos restantes provienen de SSE), cuatro pertenecen a A (son el 19% del total de este grupo) y los 5 restantes a B (son el 30% del total de este grupo); además ninguno de ellos llega a ser amplexoide, a pesar de alcanzar un tamaño considerable (LP2/9-45, es el tercer ejemplar más grande).

La conclusión vuelve a ser parecida a la que obteníamos para *Cania griffithoides* respecto a *Cania pseudoheterophyllia*, es decir, que el desarrollo casi-aular/amplexoide es más corriente en la unidad 4, y que esta diferencia puede ser interpretada como debida principalmente a condiciones ambientales. El hecho de que, a pesar de lo dicho, aparezcan ejemplares de ambos grupos en las dos unidades, quizás es un argumento más para corroborar que el grupo completo corresponde a una sola especie, con una gran plasticidad en todos los sentidos.

Las relaciones de esta forma con otras de los mismos afloramientos es la que sigue:

- Respecto a *Cania griffithoides* las semejanzas son en general escasas, aunque a nivel microelemental la composición de los rombos mesoplásmicos es similar a la de la zona de eje de dicha forma (lamelas suaves ó escutelladas). El grado mayor de semejanza se expresa en el ejemplar LAI-96, que a pesar de todo presenta LMN en la sección juvenil y un claro desarrollo casi-aular.



M. variabilis

M. lamellatum

Figura 43.- Formas externas en *Maimonella variabilis* y tipologías septales en el género.

* En la parte superior, morfologías externas a tamaño natural de algunos ejemplares de la especie tipo. Han sido numeradas del 1 al 21 y sus siglas según orden numérico creciente son las que siguen:

LAI/4-19; LAII'-4; LAI-111; LAI-89; LP2/9-28; LP2/8-107; LP1/7-36; LAI-63; LAI-57; LAI-88; LAI-112; LAII/4-18; LAI-48; LAI-96; LP2/8-21; LAII/6-13; LAI-115; LAI-91; LP2/9-45; LAII/4-13 (holotipo); LAIII/4-1.

* En la parte inferior, esquemas con las diferentes tipologías septales del género

- Respecto a *Cania pseudoheterophyllia* existe cierto parecido morfológico entre las formas caninoides de B con ejemplares como LP2/8-55 de la citada especie, que desarrollan un hueco axial incipiente y el septo K no es conspicuo. La microestructura y la densidad septal son sin embargo diferentes, relacionando más bien B con *Maimonella lamellata*, la siguiente especie de este grupo 2º, como veremos después.

El desarrollo casi-aular/amplexoides sería en principio la característica esencial de *Maimonella variabilis*.

Dicho desarrollo podría ser tomado como la explicación de la intensa segregación de fases observada, del mismo modo que se había argumentado para los ejemplares de *Cania*, que eran más casi-aulares/amplexoides y con una diferenciación meso-estereoplasma mayor. Según esta relación podría argumentarse una ostensible cercanía entre ambos grupos.

Sin embargo el cambio microestructural también se observa, e incluso más marcadamente, en las formas caninoides de B. Esto implica a nuestro entender que la diferenciación propuesta entre los grupos 1º y 2º basada principalmente en la microestructura, es de mayor importancia que los patrones morfológicos, como pueden ser, tanto el desarrollo antipinnado, como el casi-aular/amplexoides.

* C-3-2-2) *Maimonella lamellata* sp. nov.

- *Derivatio nomini*: el nombre de la especie ha sido escogido dado el marcado carácter lamelar del estereoplasma de estos ejemplares.
- *Holotipo*: El ejemplar mejor estudiado es SS/3A-2 que además de dos secciones transversales, tiene otra más, lámina ultrafina, en la base del cáliz. El afloramiento se sitúa en la base de la columna del Cerro de Los Santos, en la unidad 1 de la cuenca del mismo nombre (parte inferior del Viseense superior).
- *Diagnosis*: "Corales curvos, de morfología caninoide desarrollada hasta la mitad de la fase *dumonti*. El septo Antípoda es más ancho y largo que el resto de los metaseptos y así se mantiene hasta el cáliz. El septo cardinal comienza su retirada sólo algo antes de la citada base calicular. La microestructura de mesoplasma consiste en LMN persistentes y continuas hasta el mismo cáliz (las aperturas son mínimas), mientras que el estereoplasma es claramente lamelar y de disposición en diedro abierto hacia el eje y hacia el cáliz".
- *Comentario*: La especie está basada en pocos ejemplares y siguiendo nuestra costumbre quizás no deberíamos haber creado la especie. Sin embargo estos cinco ejemplares tienen caracteres tan homogéneos que al final hemos optado por definirla. El único problema existente, es que todas las veces que hemos ido al lugar donde aparecieron los ejemplares estudiados, nunca más hemos vuelto a encontrar nada similar y por tanto un estudio poblacional no es posible de momento.

*3-2-2-1) *Material*.-

Un pequeño grupo de especímenes de los Santos (5-6 ejemplares), conforman esta especie. El material de los Santos es el siguiente: de la unidad 1 (Base de la columna del Cerro

de los Santos) : SS/3A-1, **SS/3A-2**, SS/3A-3, SS/3A-4 y **SS/3A-5**. De la unidad 4: **LAI-90**. Este último ejemplar es incluido en el presente grupo por las afinidades microestructurales que presenta con el mismo, sin embargo es muy diferente a nivel morfológico y será explicado al final de la exposición de esta forma.

***3-2-2-2) Forma externa** (los esquemas de las formas externas aparecen adosadas junto a las secciones de cada ejemplar, en la fig. 44).-

Tamaño medio, entre 30-35 mm de longitud y 14 -16mm de diámetro máximo. El cáliz es superficial, menos en 3A-2 y 3A-3 que es de profundidad ligeramente mayor. La superficie del mismo es oblicua, aunque la pendiente es variable, desde una oblicuidad extrema en 3A-4 a cercana a la horizontal en 3A-5.

La forma es curvada y la intensidad de esta curvatura es también directamente proporcional a la oblicuidad del cáliz. El crecimiento es simple, aunque la curvatura de 3A-1 sufre cambios menores en la dirección.

La muralla externa es lisa y con un grosor fino. Estas murallas presentan en todos los casos distintos tipos de anomalías esqueléticas, principalmente perforaciones, interpretadas como pertenecientes a los Ichnogéneros *Conchotrema* y *Trypanites* (el estudio detallado de las mismas ha sido realizado por FALCES, 1997). Tales perforaciones afectan también a la superficie calicular, penetrando profundamente en la estructura coralina.

El relleno sedimentario observado en el cáliz de 3A-3 (lám. IX-2) es de grano más grueso que los rellenos en los demás ejemplares (lám. IX-1). Por eso, aunque los fenómenos de perforación aparecen en los cinco ejemplares, es casi seguro que sus cálices no fueron rellenados en el mismo episodio sedimentario (ver discusión en el apartado de Tafonomía).

No se observan rejuvenecimientos ni constricciones extremas, así como tampoco procesos de fijación al sustrato.

***3-2-2-3) Morfología interna** (fig. 44).-

La morfología es, como decíamos, antipinnada, aunque dado que la curvatura de los ejemplares es variable, esta disposición se recupera ligeramente hacia el cáliz, y en el ejemplar 3A-5, que es el de forma externa más recta, la disposición adopta un aspecto más pinnado, con la demarcación de la fósula cardinal y las alares (fig. 44-5c). Entre ambas posibilidades es corriente que en los cortes algo anteriores a la base del cáliz, se desarrolle una disposición principalmente radial, intermedia quizás entre las otras dos.

Este cambio hacia un leve pinnamiento es menos marcado que en *Cania pinnata*. En cualquier caso la fósula cardinal no se abre hasta la parte alta del cáliz y ocupa típicamente el lado convexo de la curvatura.

El septo antípoda es en todos los ejemplares más marcado y grueso que los metaseptos adyacentes y en ningún caso se retira para dar paso a la formación de una cavidad axial similar a la que describíamos en la forma B del grupo anterior (que es con quien parece tener más semejanzas).

El desarrollo caninoide entre estos cinco ejemplares se limita a la geometría antipinnada típica de la fase vermicularis. Las estructuras están engrosadas hasta muy cerca de la base septal y para el mismo tamaño que las morfologías cercanas (*C. griffithoides*, *C. pseudoheterophyllia* y *C. simplex*, y la forma B de *Maimonella variabilis*), de modo que los adelgazamientos típicos de la fase *dumonti* están poco avanzados, sin que se puedan observar zonas de tábulas en los sectores antípodas y mucho menos retirada semiamplexoide de los mismos.

Las longitudes septales no presentan diferenciación a excepción del citado antípoda, así como del cardinal, que llega conspicuo a la zona axial hasta un poco antes de la base del cáliz, aunque entonces se retira muy rápidamente, como podemos observar en los ejemplares 3A-3 y 3A-5.

La densidad septal es similar a la del grupo más cercano, Forma B de *M. variabilis*, en sus ejemplares más desarrollados. El ejemplar 3A-4, algo más pequeño que los demás y de crecimiento más claramente curvado, alcanza 30 SM en un diámetro cercano a los 14mm. El resto de los ejemplares sin embargo entre 33 y 36 SM para una variación entre los 14 y los 16mm de diámetro, aunque la media es de 34 SM por 15mm.

Respecto al marginario, no llegan a desarrollar septos menores, como también sucede en los casos precedentes, y la muralla externa es muy fina, con las bases septales "clavadas" en la misma.

Los ejemplares estudiados tienen secciones juveniles similares a las que pudimos ver en la forma B del grupo anterior (comparar la de SANaa-34, fig. 40-7, con la de SS/3A-4, fig. 44-3).

El ejemplar de la unidad 4, al que hacíamos mención más arriba, LAI-90 (lám. IX-4), presenta una morfología claramente diferente, en este caso de desarrollo casi-aular e incluso amplexoide. Este ejemplar se relaciona con el presente grupo únicamente por su microestructura, que ha sido estudiada intensamente (2 láminas ultrafinas longitudinales y una transversal).

Es imposible saber algo más sobre los cortes juveniles, ya que el espécimen no conserva ni la zona apical ni el cáliz.

***Observaciones microestructurales** (lám. IX y esquemas en los septos de las secciones de fig. 44).-

La microestructura de los cinco ejemplares del Cerro de Los Santos es homogénea. En todos los casos el mesoplasma consiste en una LMN que se desarrolla hasta el cáliz, aunque en los cortes más altos se ensancha ligeramente en toda su extensión.

En dicho mesoplasma, levemente abierto en la cercanía del cáliz, no llegamos a observar fascículos de eje, como era propio en los ápices de la forma A. La composición de esta incipiente LMC, es claramente gránulo-lamelar, al igual que la LMN de las secciones inferiores. Esta región gránulo-lamelar se diferencia por una total ausencia de orden, así como por la retirada de los contactos de las LMN de secciones más bajas (fig. 45-A y lám. IX-6).

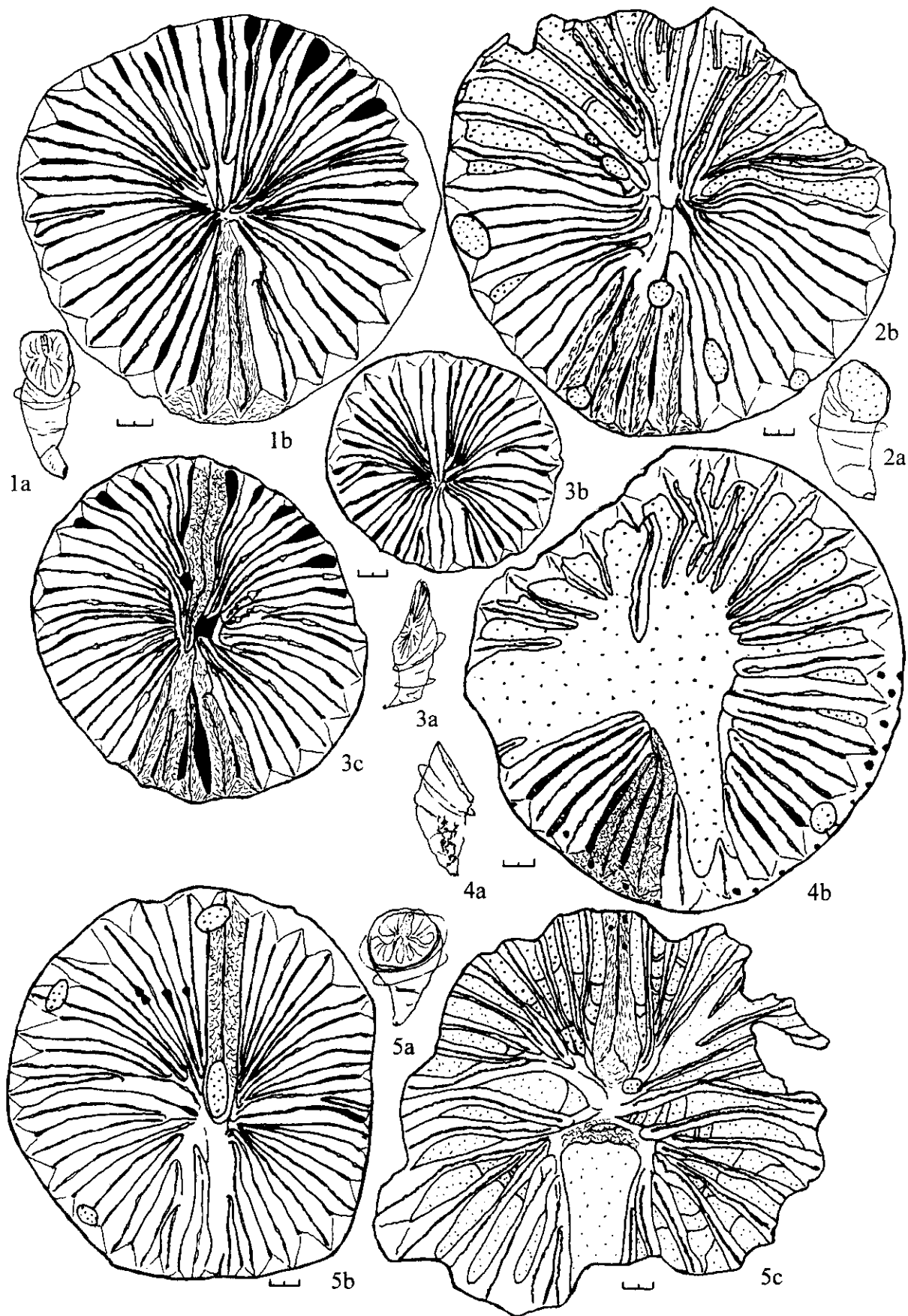
En el ejemplar 3A-4 (fig. 44-3), que es más curvo y de cáliz muy oblicuo, aparecen un par de amagos rómbicos que nos hacen pensar en la relación de esta microestructura con la observada en la forma B.

El estereoplasma que se desarrolla a los lados del mesoplasma descrito, es claramente lamelar y su disposición es típicamente en diedro abierto hacia el eje (lám. IX-5). Aún así, en detalle la estructura de este diedro, rara vez es homogénea, sufriendo en todo el grosor que ocupa, diferentes episodios con distinta oblicuidad (lám. IX-7a).

Figura 44.- Morfología interna y externa de *Maimonella lamellata*.-

1a-b.- SS/3A-1. 2a-b.-SS/3A-2 (Holotipo). 3a-c.- SS/3A-4. 4a-b.-SS/3A-3.
5a-c.- SS/3A-5.

Las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.



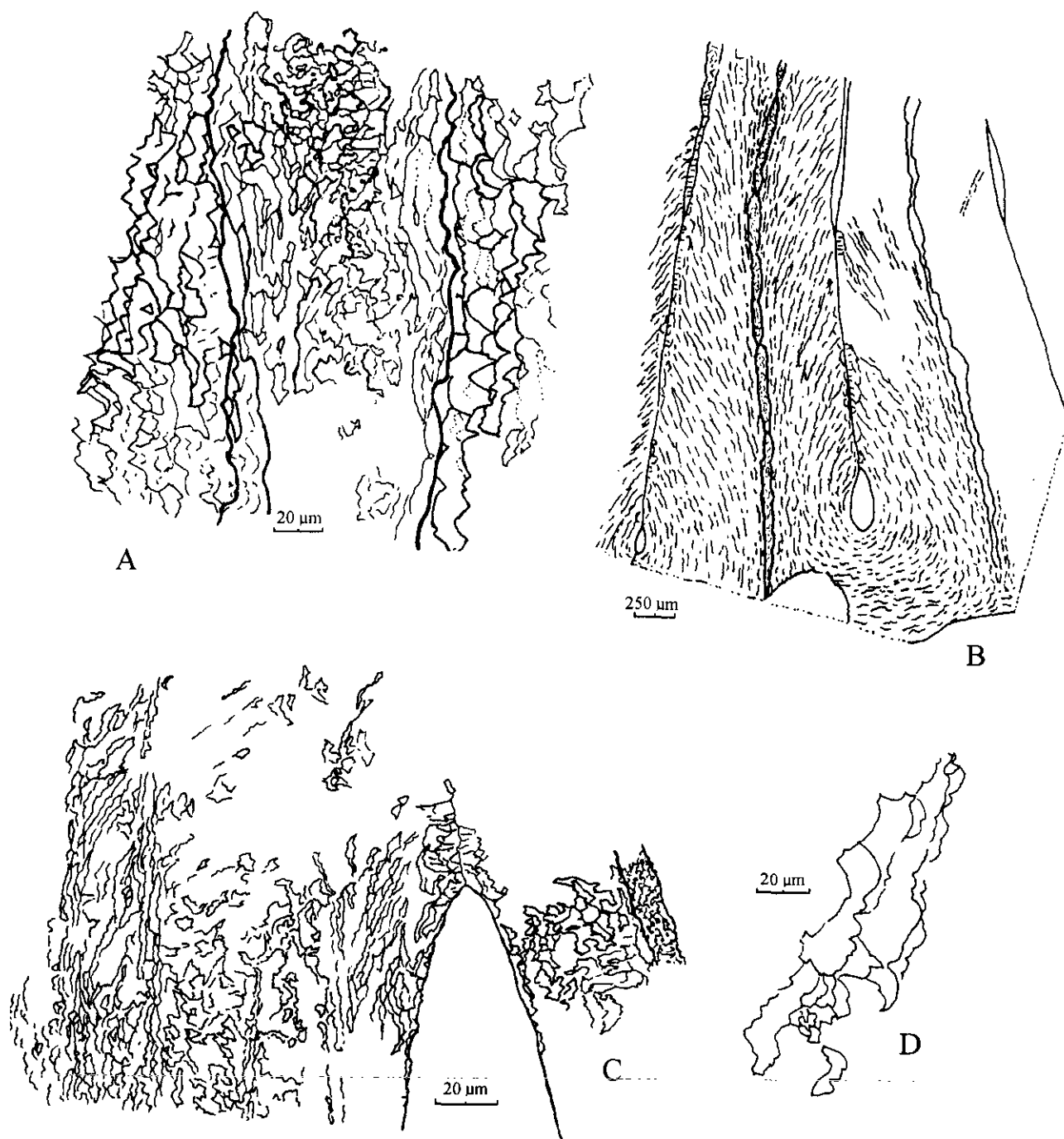


Figura 45.- Microestructura en *Maimonella lamellata*.-

A-D.- esquemas microestructurales basados en la fotografías incluidas en la Lámina IX

En tales episodios el tamaño y extensión de los microelementos lamelares es bastante cambiante y suponemos que depende de las sucesivos y ligeros cambios de dirección en la secreción y relleno de los huecos interseptales adyacentes. Algunos de estos episodios irregulares tienen un ligero desarrollo de microelementos tridentes (fig. 44-4). De hecho en el grosor septal podemos observar, como decíamos, lamelas muy largas y rectas, que en los septos del cáliz desarrollan expansiones tridentes (lám. IX-8), o también lamelas más pequeñas y claramente recurvadas, que se alinean, pareciendo provenir de una subdivisión de las mayores (lám. IX-7b).

La disposición en diedro no es general para todos los ejemplares e incluso puede cambiar según la zona de la sección, estudiada. Así los ejemplares 3A-4 (fig. 44-4) y 3A-3 (fig. 44-3), que son más erectos, desarrollan un estereoplasma lamelar más ortogonal. Por otro lado el ejemplar 3A-5 (fig. 44-5), claramente curvo, aunque desarrolla un diedro perfecto, muestra variaciones en el septo K, con estereoplasma lamelar ortogonal. Estas variaciones quizás se deban a que la orientación general de la región, según sea más vertical (septo K) u oblicua (región cardinal), provoca que la secreción sea más o menos angular.

La muralla externa es lamelar simple y marca en la organización de sus microelementos, una disposición suavemente ondulada, que está muy a menudo fosilizada por procesos de perforación. Esta relación anterior-posterior ha sido utilizada por FALCES (en prensa) como un criterio para deducir el momento de formación de los citados elementos lamelares, dentro de la discusión existente en la actualidad sobre el origen biogénico versus diagenético de los citados microelementos (ver capítulo IV, sobre la justificación de la microestructura).

El ejemplar de la unidad 4, LAI-90, tiene una microestructura organizada del mismo modo, aunque en este caso los elementos lamelares son muy largos, regulares y menos recurvados en los bordes. El diedro que es en principio abierto hacia el cáliz y hacia el eje, desarrolla una fase en la zona externa de los septos, que es claramente opuesta, es decir, que es abierta hacia la periferia y hacia el ápice. En algunas zonas se observa que esta segunda fase llega a separarse de la anterior, formando el extremo periférico de alguna tábula (lám IX-4).

En corte longitudinal los citados elementos lamelares, parecen mostrar una longitud más desarrollada que su anchura (fig. 13-A), aunque la relación no llega a ser tan exagerada como las "grundullae" descritas por J. LAFUSTE (1979), que muestran dos cortes muy diferenciados, uno microlamelar recurvado, y otras dos alargadas, una con extinción casi completa respecto al eje C de los microelementos y otra con extinción equivalente a la del corte microlamelar.

El desarrollo de una fase en el eje septal de LAI-91 está bastante restringido. Aunque en principio en lámina convencional, parece existir una LMN granular, vemos que en detalle de lámina ultrafina, dicha LMN prácticamente no muestra elementos granulares y sí elementos similares en forma a las grandes lamelas adyacentes, pero con una extinción que indica más bien que son elementos intermedios en la dirección de su crecimiento, entre lamelas y fibras irregulares. Esta observación se hace con mayor claridad en la zona axial del septo que es algo más abierta (fig. 13-B).

***C-3-3) Grupo 2º. Discusión general .-**

***C-3-3-1) Nivel específico .-**

***C-3-3-1-1) *Maimonella variabilis*.**- El primer grupo diferenciado, subdividido en dos variedades principales, A y B, define la especie *M. variabilis* en la que se observa una amplia variabilidad tanto microestructural como morfológica. La especie se caracteriza por:

Variedad A: Posibilidad de un crecimiento radial, erecto, que hacia el cáliz desarrolla una cavidad axial, en principio casi-auricular y con posibilidad de un desarrollo posterior amplexoide.

Variedad B: Parte del taxón, quizás debido a condiciones ambientales diferentes, conserva un hábito curvado de desarrollo antipinnado, que sólo en la base del cáliz comienza una apertura similar a la del resto de los ejemplares.

La microestructura se caracteriza por la aparición y desarrollo de un mesoplasma independiente que en sus mayores amplitudes posee una nítida separación con el estereoplasma, y unos bordes aserrados algo especiales, que hemos denominado rombos. El estereoplasma tiene bastante variabilidad en su constitución microelemental, aunque su disposición general es en pluma.

La parte de la especie que tiene un desarrollo más antipinnado y compacto, posee también en algunos de sus ejemplares, un estereoplasma claramente lamelar, con disposición en diedro abierto que la relaciona con *M. lamellatum*.

***C-3-3-1-2) *Maimonella lamellata*.**- El segundo grupo diferenciado es bastante homogéneo y a pesar de que el número de ejemplares no es muy alto hemos decidido definir otra especie con él. Esta especie se caracteriza por:

-Morfológicamente, no sufre un igualamiento del septo Antípoda, como sucede en la variedad B de la otra especie, por tanto tampoco se observa una apertura axial y la disposición es menos antipinnada.

-Microestructuralmente, *M. lamellata* no desarrolla aperturas mesoplásmicas comparables a las de la forma B, siendo la LMN persistente casi hasta el mismo cáliz. Sin embargo el estereoplasma es tan parecido al de alguno de sus ejemplares que ambos grupos parecen estar relacionados.

La homogeneidad de la especie es evidente y su separación del resto de los ejemplares se efectúa sin pasos intermedios. Esta segunda especie del grupo 2º, es la más antigua de todas las recogidas en la colección, además de la única que aparece en la base del Cerro de los Santos. Esta forma tanto por su posición estratigráfica como por su morfología menos desarrollada, podría ser considerada precursora al menos de *Maimonella variabilis*.

Esta consideración necesitaría de una mayor cantidad de ejemplares del citado nivel de la base del Cerro de Los Santos, así como todos los datos que pudieran apoyar la hipótesis de forma más o menos indirecta. Primeramente habríamos de asegurarnos de que tal variación no se explicara desde el punto de vista ambiental.

El ejemplar LAI-90, incluido por su microestructura en la especie, es un espécimen peculiar, cuya taxonomía y relaciones deben quedar de momento abiertas. Si realmente perteneciera a *M. lamellata*, podría corresponder a la forma casi-auricular de la misma, lo mismo que A lo es de B. Esto por supuesto, es un mera conjetura.

***C-3-3-2) Nivel de género.-**

Las relaciones entre *M. variabilis* forma B y *M. lamellata*, parecen suficientemente evidentes como para considerar que ambas especies son bastante cercanas y por tanto pertenecientes a un mismo género.

Sin embargo la entidad del género nuevo en el que han sido incluídas, es quizás menos clara.

Por un lado, tenemos que los ejemplares de este grupo, a excepción de dos ejemplares, provienen todos de niveles estratigráficos cercanos y de edad similar (base del Viseense superior en Los Santos de Maimona) y por tanto nos faltaría una contrapartida en otros afloramientos

diferentes, como nos sucedía con el género *Cania*. La observación de formas relacionadas como las que hemos sugerido, quizás ampliarían o cambiarían la definición de *Maimonella* que aquí hemos presentado.

Por otro lado las relaciones microestructurales (ejemplar LAI-91, fig. 38-10) y morfológicas (desarrollo caninoide más o menos desarrollado) parecen indicar que existiría una relación con el género *Cania*. Dado que es entre las formas caninoides de *Maimonella* entre las que se observa una mayor diferencia microestructural con *Cania*, somos de la opinión de que ambos grupos realmente son géneros distintos y que el desarrollo caninoide es una convergencia.

Sin embargo si se pudiera demostrar lo contrario, a saber, que la microestructura es más sensible a los cambios ambientales que la morfología, entonces las dos especies de *Maimonella* deberían ser incluidas en *Cania*, dejando, o bien *Maimonella* como un subgénero de *Cania*, o bien eliminando directamente la denominación *Maimonella*, según se demostrara hasta qué punto la microestructura fuera sensible al cambio medioambiental.

La relación bibliográfica de este grupo con otras formas descritas en la literatura, únicamente puede establecerse con el género *Amplexus*. El conocimiento actual de las formas asignadas a dicho género es realmente pobre, ya que la diagnóstico del mismo está basada en el desarrollo amplexoide (ver HILL, 1981), que como sabemos puede ser considerado incluso como un rasgo de la variabilidad intraespecífica y que parece ser por sí mismo de escaso valor sistemático. De hecho el citado género es cada vez más escasamente utilizado, y siempre con anotaciones en la discusión sobre la validez del mismo, así como de su evidente naturaleza polifilética.

Una revisión de las colecciones extranjeras (quizás principalmente las inglesas del Viseense superior) seguramente proporcionaría alguna especie y género similares, descritos (quizás de manera inadecuada) en el pasado, o bien aún sin publicar ni describir. Un estudio de estas formas supuestamente existentes en los museos ingleses, podrían cambiar las denominaciones propuestas en el presente estudio.

***C-3-3-3) Nivel de familia.-**

La organización microestructural descrita (principalmente en lo que se refiere al tipo de falsos diedros del estereoplasma y al tipo de LMN poco maduras) parece ser característica de un grupo que atraviesa un momento evolutivo de gran inestabilidad.

En este caso los datos morfológicos sí parecen establecer una relación con el género *Cania*. Si esto es así, hablaríamos de una unidad familiar diferente a las descritas hasta ahora, con características propias que tendrían que ser definidas.

De estar relacionados, *Maimonella* sufre respecto a *Cania* un fenómeno de segregación mesoplásmica, situado en la base del proceso que daría lugar a una verdadera LMN, aunque aún lejos de conseguir una LMN perfectamente estructurada.

Como decíamos en el capítulo anterior, para avanzar en estas hipótesis es necesario investigar entre las numerosas formas que han sido clasificadas dentro del género *Amplexus* dentro de colecciones clásicas del Carbonífero inferior, principalmente tanto en Inglaterra como en Francia.

***C-4) Grupo 3^o- Mesoplasma Cerrado con LMN Total.-**

***C-4-1) Introducción.-**

Este es el último grupo que vamos a estudiar en relación a las formas caninoides. Dentro del mismo, la forma más numerosa proviene de Los Santos, más en concreto de la unidad 6 en Las Pilitas. Esta grupo corresponde a ejemplares de gran tamaño, de desarrollo desde fascicular en el ápice hasta fascicular-antipinnado en el cáliz y microestructura con LMN predominantes y estereoplasma ortogonal de naturaleza lamelar (tridente).

El segundo grupo corresponde a dos ejemplares provenientes de La Caridad, afloramiento situado en la Banda intermedia de la cuenca del Guadiato, que han sido datados como Namuriense. Dichos ejemplares son también formas de gran tamaño, de disposición fascicular-antipinnada algo más radial, que desarrollan una microestructura fibronormal.

El tercer grupo está formado por tres ejemplares de la Sierra de La Estrella, con caracteres más heterogéneos. Los tres ejemplares se caracterizan por una microestructura preferentemente lamelar y un desarrollo fascicular, que aunque está presente hasta el cáliz, es claramente más irregular.

Para acoger estos tres grupos que describimos como especies nuevas proponemos, al igual que en los casos anteriores un género nuevo. La validez del mismo ya fue tratada en la discusión final para en género *Cania* en su relación con *Zaphrentoides griffithi* y *Z. neogriffithi* (ver el citado apartado). Precisamente, la principal razón precisamente para incluirlo en este capítulo de formas caninoides, es su relación con el citado género *Zaphrentoides*, pues como veremos en realidad se trata de grupos bastante alejados.

***C-4-2) *Convexiphyllum* gen. nov.**

- *Sinonimia*: Incluimos en el presente taxón el Holotipo y un paratipo (ejemplares BMNH R.30615 y 44018 respectivamente) de la especie *Zaphrentoides (Zaphrentoides) neogriffithi*, EASTON, 1975, así como los ejemplares de Los Santos descritos como *Zaphrentoides?* sp.2 por RODRÍGUEZ & FALCES (1992, pg. 177).
- *Especie tipo*: *Convexiphyllum pilitense* sp. nov., por ser la especie con mayor cantidad de ejemplares y mejor estudiada de los grupos incluidos en el género. El afloramiento principal es Las Pilitas 2, unidad 6 de la cuenca Carbonífera de Los Santos de Maimona, base del Viseense superior.
- *Derivatio nomini*: el nombre elegido hace referencia al desarrollo de un cáliz convexo más o menos desarrollado en las especies observadas.
- *Diagnosis*: "Corales sin disepimentos que pueden alcanzar gran tamaño. El desarrollo de su morfología interna parte de una disposición fascicular. Hacia en cáliz dicha disposición pasa a desarrollarse antipinnadamente, con la ubicación de una fósula cardinal profunda en el lado convexo. En el cáliz, la zona axial formada por los finales septales de los septos directores de cada fascículo suele persistir una vez que éstos ya se han retirado, dejando por tanto un cáliz que puede llegar a ser claramente convexo. La microestructura muestra mesoplasmas formados por LMN predominantes, existiendo una variación en

el estereoplasma, que va desde lamelar ortogonal, hasta fibronormal".

***C-4-2-1) *Convexiphyllum pilitense* sp. nov.**

- *Sinonimia*: Se incluyen en esta especie los ejemplares descritos por RODRÍGUEZ & FALCES (1992) como *Zaphrentoides?* sp.2.
- *Derivatio nomini*: la denominación hace referencia a la localidad de la que han sido recogidos la mayoría de los ejemplares incluidos, a saber, los diferentes niveles de Las Pilitas I y II.
- *Holotipo*: el estudio más exhaustivo se ha realizado con el ejemplar LP2/8-68 (cuatro LU, dos transversales y dos longitudinales, así como siete cortes más en lámina delgada, uno de ellos longitudinal). El resto de ejemplares de LP son considerados como paratipos. Las Pilitas es el afloramiento más rico en CRSSD de Los Santos y corresponde estratigráficamente a la unidad 6.
- *Diagnosis*: "*Convexiphyllum* caracterizado por su cáliz claramente convexo, formado por los septos directores diferenciados durante la ontogenia fascicular. El tamaño de los ejemplares es muy grande y la densidad septal baja (entre 18 y 25mm de diámetro máximo por 34-36 SM, como valores medios). Las tábulas son vesiculares e incompletas; septos menores presentes de desarrollo moderado y simétrico. La microestructura es tridente-fibrosa en las fases juveniles y claramente lamelar recurvada en estados adultos. Las LMN son totales, a excepción de los ejemplares más maduros que sufren procesos de desequilibrio y apertura peculiares, correlacionables con procesos de crenulación en el estereoplasma".
- *Comentario*: La especie presentada es similar en cierto sentido (fases juveniles fasciculares y desarrollo fascicular-antipinnado con zona axial prominente en el cáliz) a *Z. neogriffithi* de la que se diferencia por la ausencia de un desarrollo amplexoide, una densidad septal menor y por un cáliz más claramente convexo.

***4-2-1-1) *Material*.**

A excepción de los ejemplares CA/24-4 y 24-1 provenientes de la unidad 3, todos los demás provienen de los diferentes niveles de la unidad 6 en Las Pilitas. Ordenados por tamaños crecientes los ejemplares son (en negrita aquellos con LU): unidad 3: **CA/24-4**, 24-1; unidad 6: LP2/9-48, LP2/9-47, **LP2/8-68**, LP1/7-37, LP2/8-67, LP1/8-11, LP1/7-14, **LP2/10-35**, LP1/7-39, LP2/9-37, LP1/7-43, LP1/7-8, LP1/7-26, SANba-? y LP2/9-?(fragmento).

***4-2-1-2) *Forma externa* (fig. 52).**

Como decíamos los ejemplares de este grupo son de tamaño grande, aunque en el conjunto hay cierta graduación, en general debida al estado ontogénico de los ejemplares.

La longitud máxima, que se corresponde así mismo con el diámetro máximo corresponde a LP2/9-48 con 55mm de longitud por 33mm de diámetro máximo. La disminución de uno y otro valor es más o menos correlativa en cada ejemplar y disminuye regularmente hasta los 30mm de longitud por 14mm de diámetro de LP1/7-8.

Las longitudes son bajas en relación a los diámetros, lo que equivale a formas cortas y bastante abiertas (trocoides).

Los cálices son ligeramente oblicuos y someros, a excepción de LP1/8-11, LP1/7-14, LP2/10-35 y LP1/7-39 que poseen cálices profundos (en orden decreciente, corresponden respectivamente a los números 4, 5, 6 y 9 de la fig. 52). En todos los casos la base calicular en su zona axial sobresale respecto a las zonas periféricas, este detalle se observa perfectamente en los ejemplares de cáliz más somero, pero también aparece en los citados cálices profundos, como demuestran los cortes transversales de los mismos (ver por ejemplo LP1/ 7-14, fig. 47-3).

El crecimiento no muestra procesos de fijación al sustrato y tampoco se han observado rejuvenecimientos notables. Sin embargo sí existen cambios de dirección en la curvatura (por ejemplo LP2/8-68, fig. 52-1) que normalmente parece corresponderse con el comienzo del desarrollo del antipinnamiento calicular.

La muralla externa es lisa y de grosor fino a moderado. No se observan fenómenos de rejuvenecimiento ni de adaptación al sustrato.

***4-2-1-3) Morfología interna, ontogenia y variabilidad** (figs. 46, 47, 48 y 49 y su contrapartida en la lámina X) .-

La homogeneidad interna del grupo es notable y la mayoría de los rasgos ya han sido descritos pues todos ellos resultan diagnósticos.

El desarrollo compacto fascicular puede perseverar hasta más allá de los 15mm en los ejemplares de mayor tamaño y por tanto dicha perseverancia parece estar en función del tamaño total del ejemplar (el caso más exagerado corresponde a LP2/9-48, que es el ejemplar más grande, fig. 49-1d). Por contra en ejemplares más pequeños, como LP1/7-39 (fig. 46-2a), la estructura comienza a abrirse a los 8mm y el máximo desarrollo calicular no sobrepasa los 16mm.

La densidad septal es variable, aunque en general baja. A los 17mm de espesor, una medida que alcanzan todos los ejemplares completos (LP1/7-26, fig. 48-3, no cuenta ya que es un fragmento pre-calicular), el número de septos mayores es 32, cifra baja si la comparamos a otras especies antipinnadas descritas, que alcanzan 32 SM a los 12-13mm (por ejemplo *Cania griffithoides*).

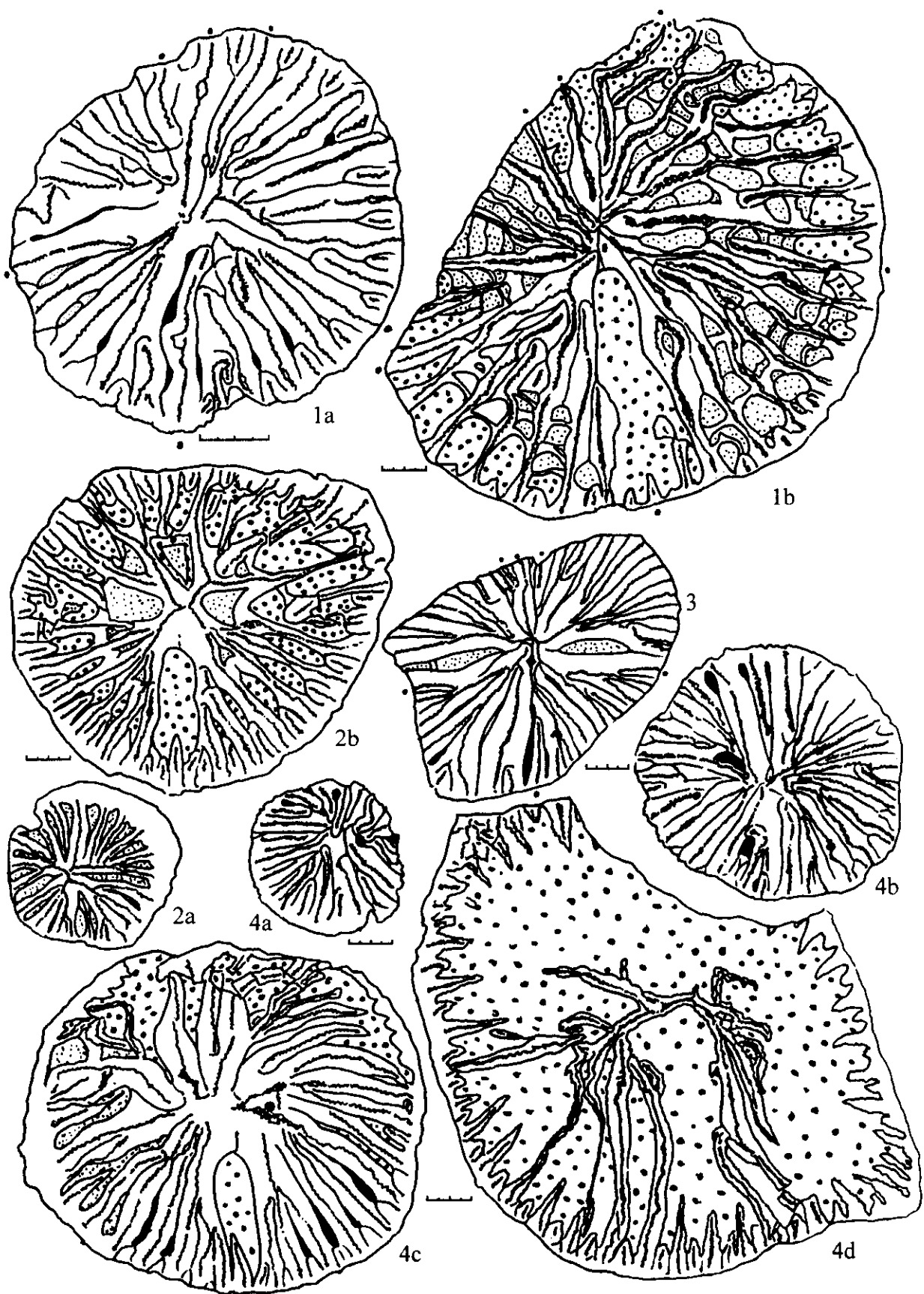
Los ejemplares con mayor densidad, 35-37 SM a los 17mm, son CA/24-4 (fig. 46-3), LP1/7-37 y LP2/8-67 (fig. 48-6), ejemplares de tamaño medio a alto, pero que desarrollan un pinnamiento secundario en los laterales cardinales de cada fascículo y depresiones fosulares más marcadas.

Los ejemplares de menor densidad son LP1/7-39 (fig. 46-2, lám. X-2), con 28 SM a los 16mm y LP1/7-8 (fig. 48-5), con 25 SM a los 17mm. Ambos podrían ser interpretados como casos juveniles y sin duda es lo que sucede en el caso de LP1/7-8, ya que en el cáliz este ejemplar tampoco ha desarrollado septos menores y la microestructura se mantiene sin desequilibrios, típicos sin embargo en los ejemplares más maduros.

En el caso de LP1/7-39 (lám. X-2) sí que aparecen Sm y la zona axial está bastante desarrollada en comparación con LP1/7-8. Sin duda este ejemplar no es completamente maduro, aunque su estadio de crecimiento es más avanzado de lo que parece indicarnos su tamaño.

Figura 46.- Morfología interna en *Convexiphyllum pilitense* (la escala representa 2mm).-

1a-b.- LP2/8-68 (Holotipo). 2a-b.- LP1/7-39. 3.-CA/24-4. 4a-d.-LP1/8-11.



El grado de desarrollo del antipinnamiento no llega a dar lugar nunca a una zona antípoda amplexoide. El grado mayor de desarrollo de este antipinnamiento consiste en el adelgazamiento antípoda y la formación de tábulas de tipología vesicular. Dichas tábulas tienen contornos muy redondeados en corte transversal como los que se observan en el cáliz de LP2/8-68 (fig. 46-1 y lám. X-3). Estas tábulas a pesar de todo son escasas y su sección no llega a ser claramente vista en corte longitudinal.

En cualquier caso dichas tábulas vesiculares, muchas veces se ven acompañadas o reforzadas por elementos septales, desde simples tubérculos hasta elementos tipo flanco inmersos en el estereoplasma del septo mayor e incluso fragmentos septales repetidos y adosados de forma irregular (ver fig. 49-1e y un detalle en fig. 50-7 del ejemplar LP2/9-48). Estas tábulas remarcan la convexidad del cáliz pues aún persisten cuando las zonas marginales ya han comenzado a separarse.

Los septos menores, están presentes en casi todos los individuos que podemos considerar como adultos y aparecen claramente coincidiendo con el comienzo de la apertura antipinnada del estadio precalicular. Estos septos menores son cortos y con una localización simétrica dentro de su lóculus. El caso de mayor desarrollo (LP2/10-35, fig. 48-2 y lám. X-5) no coincide con el ejemplar más grande o de microestructura más diferenciada (podría considerarse de madurez intermedia), indicando el grado de variabilidad respecto a éste carácter.

La disposición septal es invariablemente fascicular. En las secciones juveniles, por debajo de los 8mm, los fascículos son simples (ver evolución de LP1/7-14, fig. 47-3 y lám. X-7).

A medida que se acelera la inserción, estos fascículos se van complicando y ciertamente no existe una regularidad clara en dicha evolución (comparable a la variabilidad observada en el desarrollo de la fórmula septal).

Al final, ya en el cáliz, suelen sobresalir, unidas en la zona axial, 5 o 6 crestas septales, provenientes de los septos más notables de cada fascículo (no siempre coinciden).

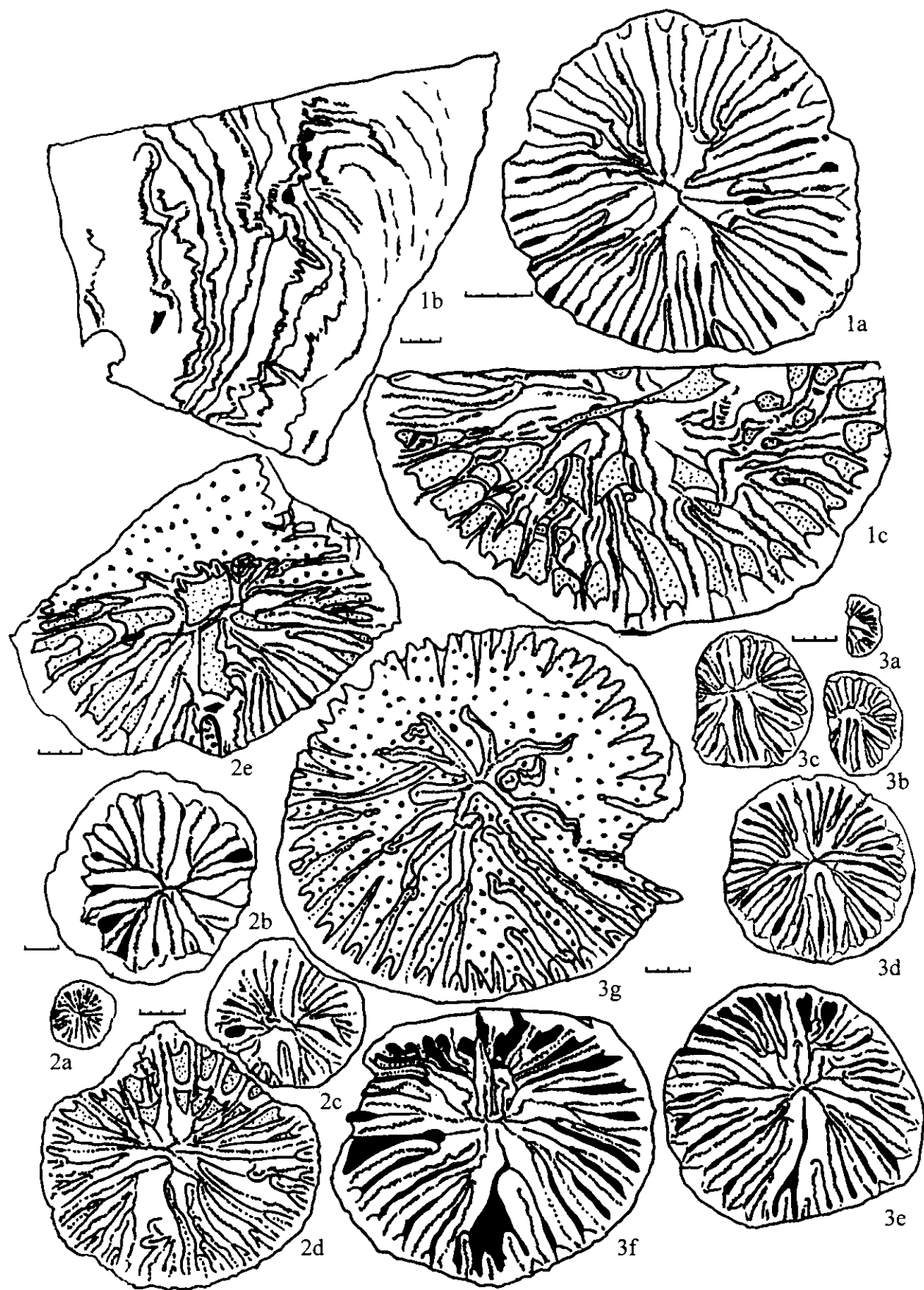
Esta zona estrellada formada por dichas crestas, tiene formas y distribuciones diferentes en cada ejemplar pues, como decíamos, la complicación fascicular es en cada caso ligeramente diferente, sujeta a gran variabilidad, y en cierto modo también responsable de los cambios en la densidad septal de los que hablábamos antes (comparar fig. 46-4d con fig. 47-3g).

Un efecto secundario de la evolución hacia el cáliz de la disposición fascicular es la aparición de septos acortados en las regiones que caen entre dos metaseptos unidos en el eje. Es como si la convexidad impusiera un límite de longitud, por debajo de la cual los septos quedan reducidos y por encima de la cual quedan extendidos hasta el eje. Este aspecto acrecienta aún más la sensación vesicular y de escasa densidad septal que caracteriza a la especie (fig. 47-2e ó 48-5b).

La expresión morfológica de la convexidad calicular queda perfectamente expresada en muchos ejemplares, por ejemplo LP2/8-68 (fig. 46-1), LP1/7-14 (fig. 47-3), LP1/8-11 (fig. 46-4) o también LP2/9-48 (lám. X-4) ver explicación de las figuras de dicho ejemplar), en los que podemos observar zonas claramente adelgazadas a mitad del septo, allí por donde se individualizan en el cáliz.

Figura 47.- Morfología interna en *Convexiphyllum pilitense* (la escala representa 2mm).-

1a-c.- LP2/9-47. 2a-e.- LP2/9-37 (la escala de la fig. 2b es 0,5mm). 3a-g.- LP1/7-14.



En otros ejemplares sin embargo dicha convexidad aunque siempre presente, queda menos patente, como por ejemplo en CR/24-1 (fig. 49-2), LP1/7-37 (fig. 49-4) o LP2/8-67 (fig. 48-6, lám. X-6). Esta variación quizás se debe a la citada amortiguación de la disposición fascicular por el desarrollo secundario de los huecos fosulares y como consecuencia de ésto una mayor densidad septal.

La fósula cardinal suele estar presente y en la mayor parte de los casos llega hasta el eje, es profunda y semeja un arco ojival de contorno suave. Hay sin embargo ejemplares como LP1/7-14 que no desarrollan el contorno de este elemento u otros, como LP1/7-37, en el que la fósula tiene lados paralelos. La variación en la forma de la fósula no se correlaciona con ningún otro factor y parece ser de escasa importancia.

***4-2-1-4) Microestructura.-**

La microestructura de *Convexiphyllum pilitense* está basada en LMN y un estereoplasma que varía de fibro-tridente ortogonal (nunca es un fibronormal puro) hasta lamelar ortogonal (lamelas pequeñas organizadas en grupos pseudofibrosos). En regiones no septales del esqueleto podemos distinguir otros tipos microestructurales (lamelar ondulado en regiones murales u otros, lám.XI-5c) con la aparición de una gran variedad de tamaños, morfologías y disposiciones de los microelementos.

Esta variabilidad del estereoplasma se observa más o menos desarrollada dentro de cada individuo, desde la zona apical, más claramente fibrosa tanto en la muralla como en los septos (fig. 50-3), hasta la zona calicular, que en la mayoría de los ejemplares más maduros se ha transformado en lamelar (fig. 50-4), teniendo la muralla una estructuración considerablemente más compleja y las LMN, entrecortamientos y aperturas peculiares que dan lugar a zonas fasciculares de radio reducido (fig. 50-7). Esta complicación microestructural hacia el cáliz coincide con fenómenos de crenulación u ondulación de los bordes externos de los elementos (fig. 50-8).

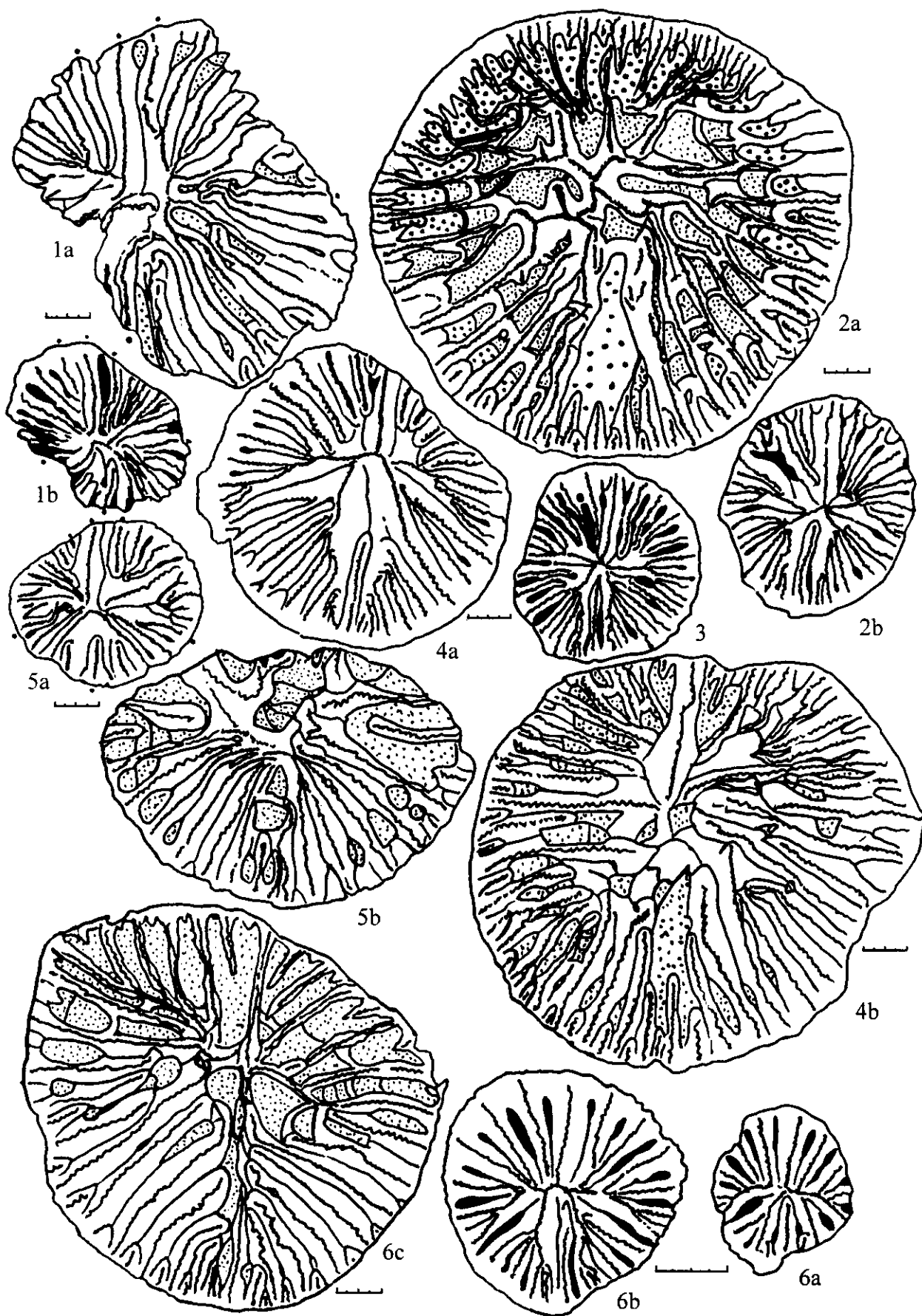
El cambio de fibroso a lamelar es más o menos gradual y quizás podría deberse al desarrollo de curvatura en la zona cardinal productora de antipinnamiento (región cardinal polarizada hacia el lado convexo). Dicha región, con grosores mayores en comparación con la región antípoda, tiene una dirección de crecimiento menos vertical que su otra mitad, lo cual puede ser la razón de este cambio en el aumento progresivo de la porción de tejido lamelar en el septo.

Dicha porción crece desde el eje septal hacia afuera y su dirección de crecimiento suele ser ortogonal, aunque localmente también haya zonas con diedro desarrollado (zonas cercanas a la LMN en la base del cáliz o bien en zonas fosulares). A nivel microelemental, las lamelas que forman parte del tejido septal son pequeñas y recurvadas (fig. 50-5 y 6) y en general difíciles de apreciar en lámina convencional, que tiene un típico aspecto liso y homogéneo (ver CR/24-4, fig. 46-3).

La curvatura de estos elementos deja clara su relación con elementos tridentes, que aparecen en regiones de la masa lamelar con relativa frecuencia, o bien conformando bandas de crecimiento, o bien regiones de tendencia más fibrosa. En la parte externa de los septos, como suele suceder en la mayoría de las especies, los elementos lamelares dan paso a elementos tridentes de un tamaño algo mayor (lám. XI-5b).

Figura 48.- Morfología interna en *Convexiphyllum pilitense* (la escala representa 2mm).-

1a-b.-LP1/7-43. 2a-b.- LP2/10-35. 3.-LP1/7-26. 4a-b.-LP1/7-37. 5a-b.- LP1/7-8.
6a-c.- LP2/8-67.



Respecto a los citados bordes septales tenemos que hablar del desarrollo en el cáliz de algunos ejemplares (fig. 50-5 y 6), de amplios sellos interseptales. Este tejido, como el de las tábulas es también lamelar, formado por microelementos pequeños similares a los de los septos, aunque en los sellos interseptales el grado de organización del tejido lamelar es realmente bajo, quizás debido al escaso espacio en el que se efectúa la secrección.

En las tábulas sin embargo, el tejido lamelar está bien organizado y es claramente ortogonal a los bordes estructurales. La dirección de crecimiento de estos engrosamientos suele ser excéntrica, pero hay recubrimientos tabulares que son completos, desarrollándose tanto hacia la muralla, como en su lado contrario, hacia el eje, parecidos a conos estereoplásmicos.

La muralla externa, que comienza siendo predominantemente fibrosa (ver dibujo basado en el corte apical de LP1/7-14, fig. 50-3) con una fina capa externa lamelar, rápidamente se transforma en completamente lamelar, con desarrollo de ondulaciones (fig. 50-4). Hacia el cáliz los elementos lamelares, llegan a ser lamelas ondulosas grandes, que en los ejemplares que desarrollan crenulación pasan a formar parte de organizaciones lamelares en "caja de huevos". En ejemplares como LP1/8-11 dicha crenulación afecta a los bordes externos de los septos, que quedan arrugados (ver Lám. I, fig. M o fig. 50-8).

Estas ondulaciones lamelares rodean y penetran la base septal, quedando a veces perpendiculares al borde externo de la muralla y dando de momento un falso aspecto fibroso. Sin embargo en el ejemplar más desarrollado, LP2/9-48, a partir del comienzo de la fase antipinnada, la muralla queda dividida en dos fases de secrección diferenciadas por un contacto neto. De ellas, la más externa, previa a la base septal, es realmente fibrosa, con desarrollo de numerosos fascículos, sin embargo la segunda capa es lamelar ondulada, equivalente a la observada en los demás ejemplares (fig. 50-7).

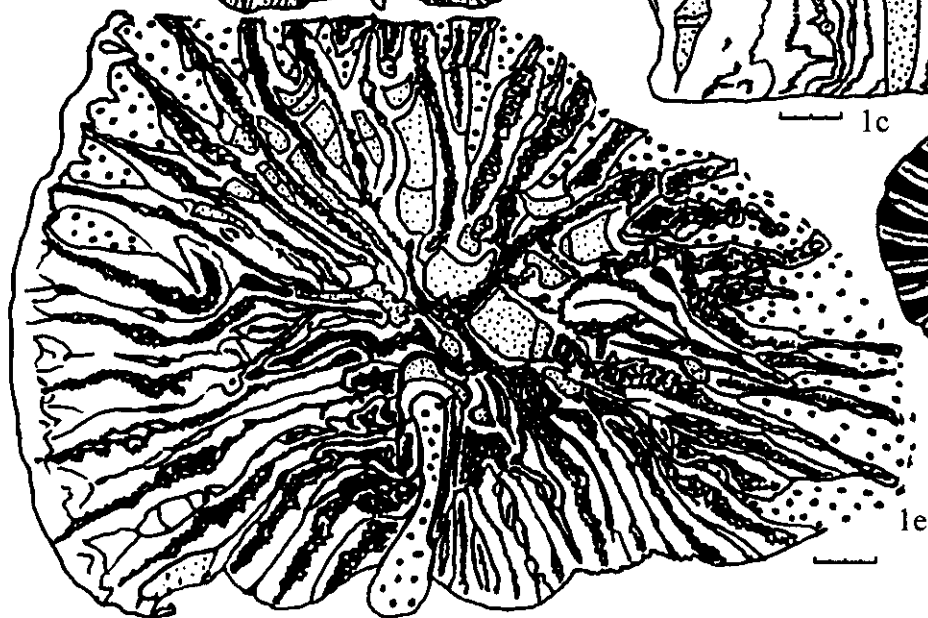
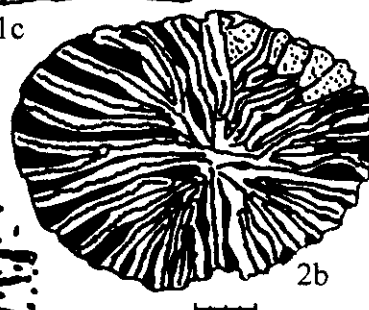
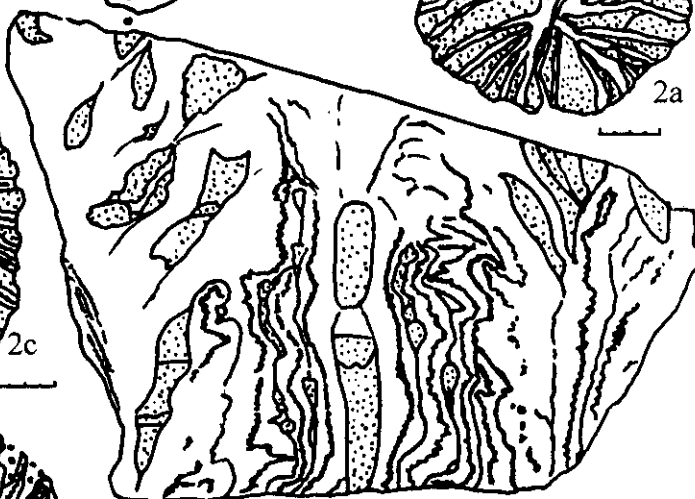
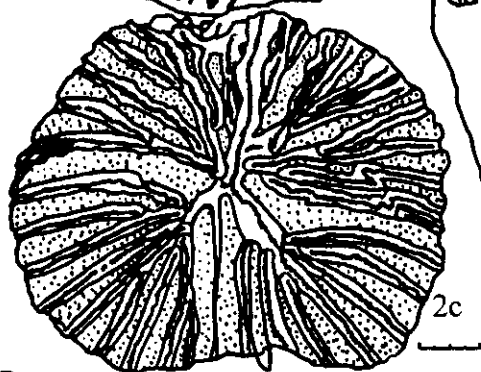
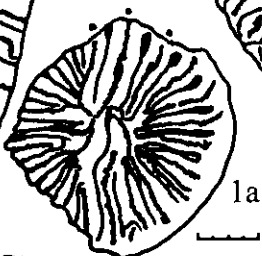
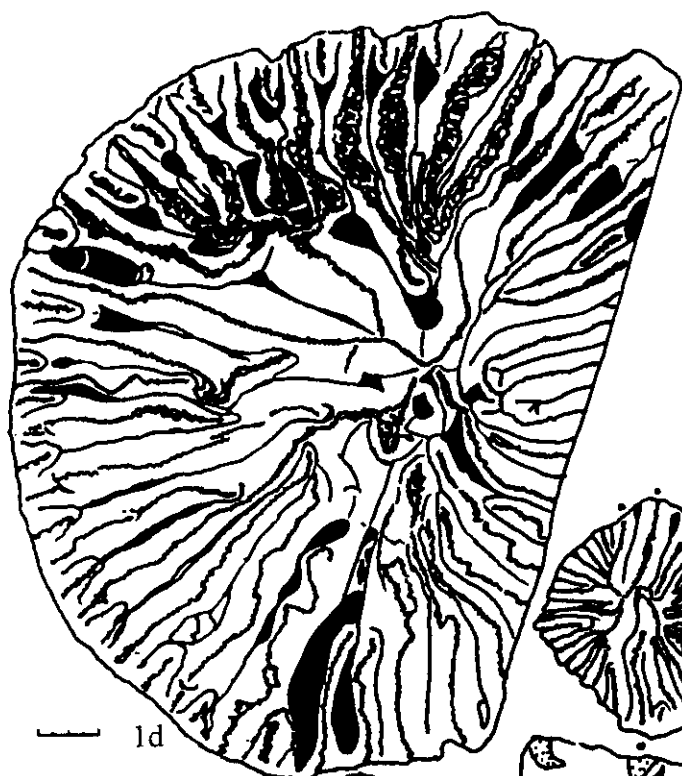
A la par que la citada evolución mural, se verifica una apertura peculiar en las LMN hacia el cáliz de los ejemplares más crenulados (LP2/9-48, LP2/9-47, lám. X-1, ó LP2/8-68). Las LMN son en los cortes más apicales, típicamente densas y netas (fig. 50-2) con muy escasas aperturas (las pocas excepciones se observan en las bases septales, asociadas a una fase lamelar en diédro de escaso desarrollo)

Estas LMN están formadas por la superposición de contactos suturados entre elementos granulares y de tendencia fibrosa. La LMN en sí, es estrecha, aunque el paso lateral de elementos granulares a elementos fibrosos crea una región algo más ancha similar a la "cremallera" descrita para otros taxones (ver *Zaphrentites*, *Ufimia* o *Sochkineophyllum*).

Cuando dicha cremallera se corta oblicuamente o en regiones (bastante comunes) en las que hay un especial retorcimiento en su trazado, el grosor alcanzado por la región medular de LMN es algo mayor y de aspecto aparentemente más complejo.

Hacia el cáliz y coincidiendo con el desarrollo de la polarización calicular en los ejemplares más maduros, las LMN comienzan a sufrir fenómenos de desestabilización (lám. XI-6). En las regiones más homogéneas el fenómeno consiste en la fragmentación irregular de las zonas suturales, pudiendo llegar a aparecer zonas de tendencia trabecular (fibras irradiando desde un punto de contacto suturado, fig. 50-1 o lám XI-5a).

Figura 49.- Morfología interna en *Convexiphyllum pilitense* (la escala representa 2mm).-
1a-e.- LP2/9-48. 2a-c.- CA/24-1.



En regiones que sin embargo desde un principio se mostraban más inestables (bases septales o finales) se observan además aperturas fasciculares. Dichas aperturas dan lugar a grupos de fascículos pequeños y bastante verticales entre los que también existen contactos suturados, provocando que a una escala mayor se mantenga la sensación de una LMN aunque difusa compleja y mucho más ancha (fig. 50-7).

Estas regiones de apertura compleja y peculiar (este modo sólo ha sido observado en esta especie dentro de nuestros grupos) pueden formar todo el grosor septal, principalmente en las regiones adelgazadas del cáliz convexo, en las que se verifica la separación del septo de la muralla externa.

En dichas zonas, que conforman finales septales invertidos (la secreción se verifica localmente en dirección opuesta a la habitual, es decir, centrífugamente), se observa una intensa crenulación del borde externo y nos hace pensar en un cercimiento masivo y heterogéneo de pequeños elementos fasciculares-trabeculares. Las regiones con estereoplasma crenulado (ya sea microlamelar ortogonal o lamelar ondulado) recubren en realidad regiones con este tipo de mesoplasma de relieve ondulado e irregular, que es el que provoca en primera instancia dicha organización.

Junto al desarrollo de la crenulación es corriente la aparición de fragmentos septales aislados o inmersos en otros septos que pueden ser identificados como carenas o flancos muy heterogéneos. En muchos casos la estructura de dichas regiones es indiscernible por su fusión con el septo mayor adyacente, aunque su desarrollo es el responsable de muchos de los engrosamientos observados, así como de las irregularidades de la morfología calicular (fig. 50-7).

Figura 50.- Microestructura en *Convexiphyllum pilitense*.-

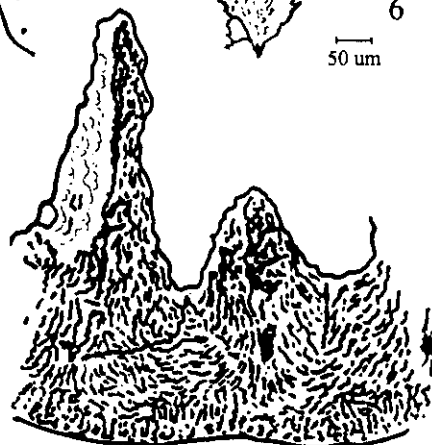
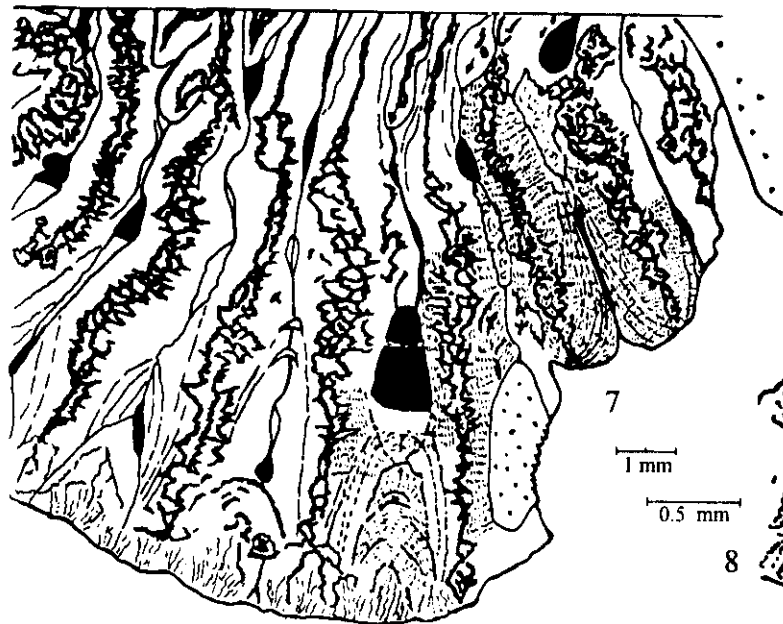
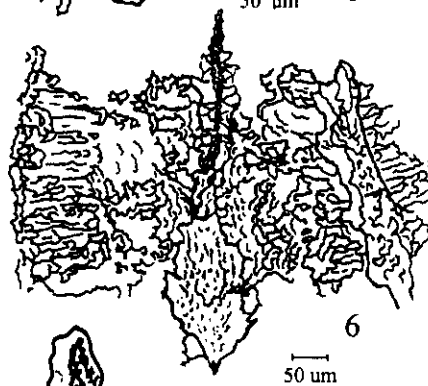
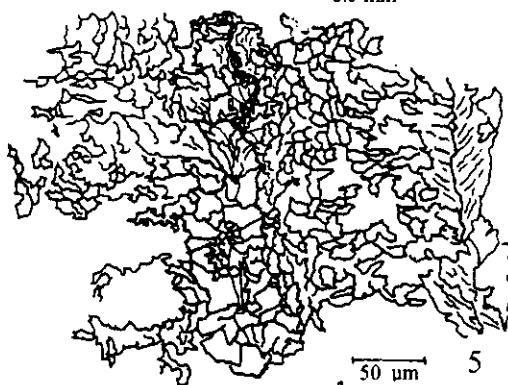
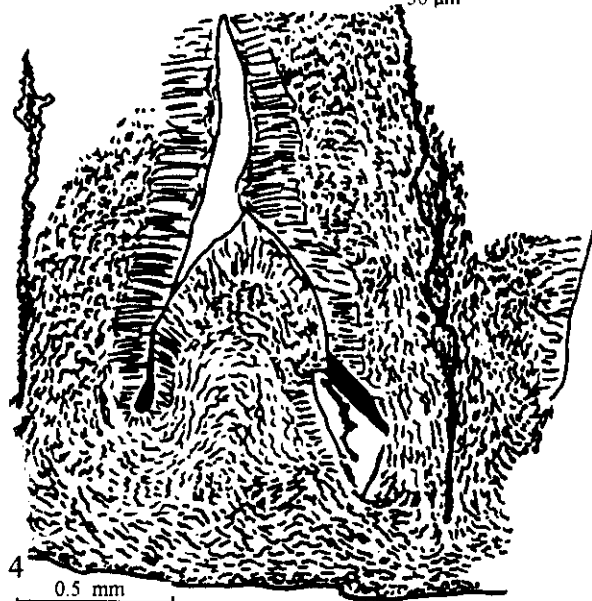
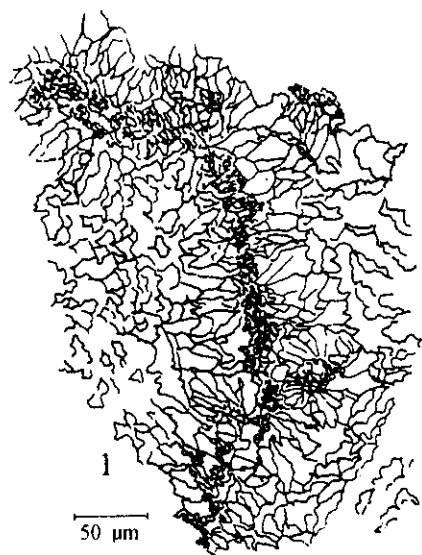
1 y 2.- Detalles microestructurales de láminas medias negras del ejemplar LP2/8-68 (holotipo). En 1 la LMN ha comenzado a sufrir un fenómeno de trabeculización mientras que en 2, dicha LMN aparece sin subdivisiones. En ambos casos alrededor de las zonas granulares crecen elementos fibrosos, pero en el estereoplasma abierto predominan los microelementos lamelares recurvados e intermedios.

3 y 4.- detalles a mesoescala de la evolución microestructural en LP1/7-14. En 3 observamos la microestructura principalmente fibrosa de la sección juvenil, mientras que en 4, la microestructura se ha hecho más lamelar (sección al comienzo de la apertura calicular).

5 y 6.- Dos nuevos detalles de la microestructura del Holotipo (5 es una zona aumentada de 6). En este caso observamos el aspecto y organización de los microelementos lamelares recurvados y del sello interseptal (a la derecha).

7.- Esquema microestructural general de una región del cáliz de LP2/9-48 donde observamos el estado de apertura y/o trabeculización de las láminas medias, una gran profusión de elementos septales carenales, estereoplasma intermedio.

8.- Microestructura lamelar en la muralla externa y septos crenulados del ejemplar LP1/8-11.



***4-2-2) *Convexiphyllum gigas* sp. nov.**

- *Derivatio nomini*: La denominación hace referencia al gran tamaño que alcanzan los ejemplares incluidos en la especie.
- *Holotipo*: Ejemplar CAR-2, proveniente del afloramiento de La Caridad, en las Cercanías de Espiel, en la Banda intermedia de la cuenca del Guadiato. CAR-1, el otro ejemplar, es el paratipo. El afloramiento está datado como de edad Namuriense basal.
- *Diagnosis*: "*Convexiphyllum* caracterizado por su desarrollo fascicular-radial que hacia el cáliz se hace antipinnado, por su tamaño gigante (45-55mm de diámetro máximo por 50-55 SM), y por su microestructura claramente fibronormal".
- *Comentario*: El material estudiado es escaso, únicamente dos ejemplares. El hecho de que ambos sean prácticamente idénticos, así como su localización estratigráfica peculiar, ha influido a la hora de decidimos a definir con ellos una especie nueva. Existe el problema de que el hallazgo de ejemplares similares parece de momento complicado, dado el tiempo infructuoso dedicado a su búsqueda en el afloramiento.

***4-2-2-1) *Morfología externa* (fig. 51, 5a y 4a).-**

Los dos ejemplares citados tienen gran longitud, algo mayor en CAR-1 (85mm). La forma es suavemente curvada y ceratoide con un ángulo de apertura más marcado hacia el cáliz. Los cálices son someros y suvamente convexos en la región axial. La fósula cardinal, ocupa la zona convexa y es amplia y de lados paralelos, no excesivamente profunda.

La mayor anchura corresponde a CAR-1, que alcanza en el borde calicular 63 por 55mm de anchura. El holotipo es algo menor, 45mm de diámetro máximo en el borde calicular.

La muralla externa es lisa, aunque está ligeramente disuelta. La zona apical de ambos ejemplares, por debajo de los 10mm de diámetro, no se conserva quizás debido a la erosión actual en el afloramiento. En CAR-1, el diámetro menor, de 10mm, está sin embargo incompleto, de modo que una sección entera no aparece en el ejemplar hasta los 30mm.

***4-2-2-2) *Morfología interna* (fig. 51-4 y 5 y lám. XI-3 y 4).-**

La ontogenia de la especie solo ha podido ser estudiada a partir de los 19mm de diámetro y por tanto la zona observable es al menos tan desarrollada como un estado adulto de *Convexiphyllum pilitense*. En dicha sección, realizada en CAR-2, observamos los vestigios de una disposición fascicular, de la que restan los finales septales más conspicuos (fig. 51-4c).

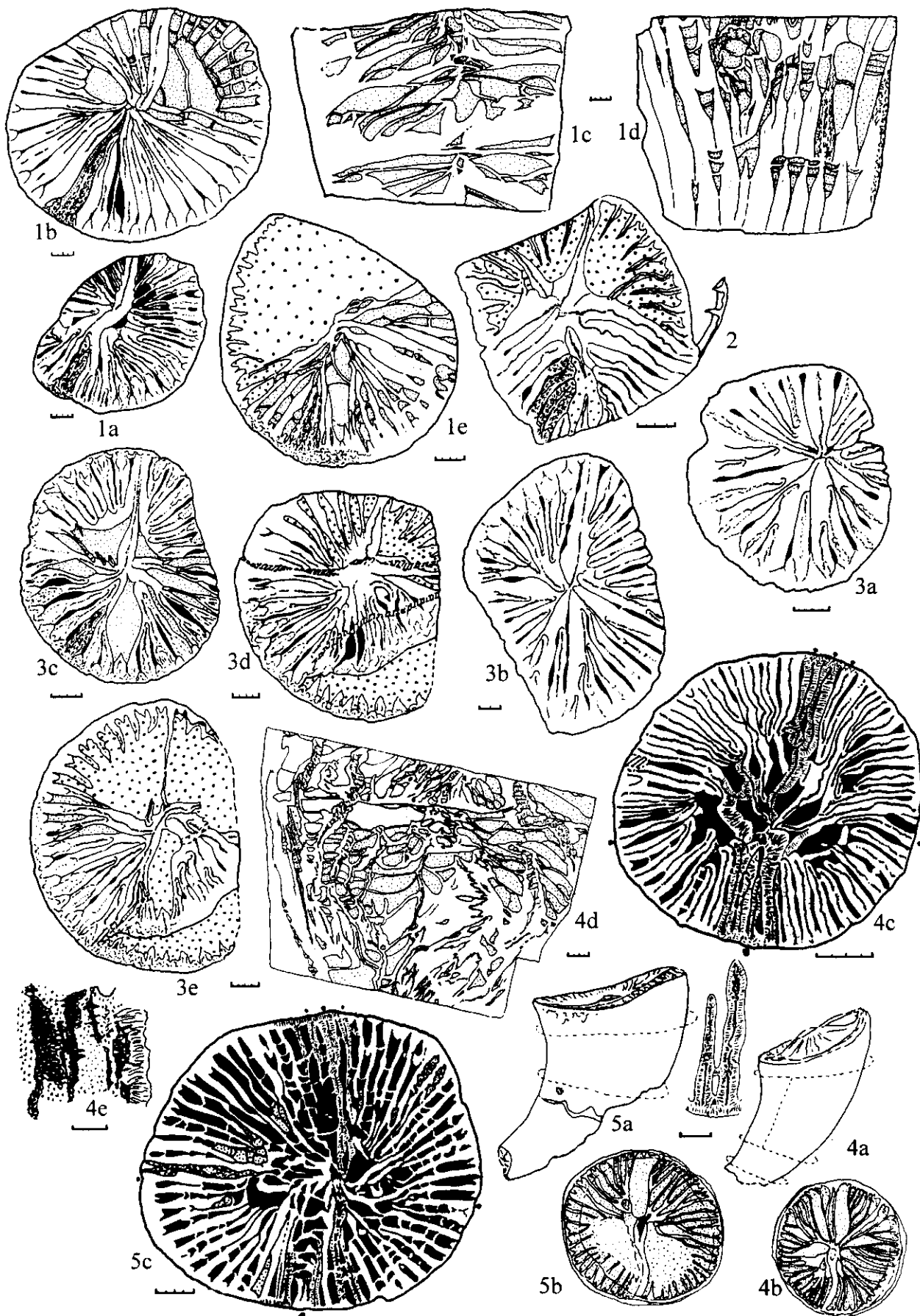
Figura 51.- Morfología interna en el género *Convexiphyllum* en la Sierra de la Estrella (las escalas con cuatro divisiones corresponde a 2mm. y los que tienen sólo dos divisiones corresponden a 1mm).-

1a-d.- Ejemplar SSE/10-1 (*Convex. sp.*). 2.- Ejemplar SSE/13-20 (*Convex. sp.*).

3a-e.- SSE/10-8 (*Convex. sp.*) obsérvese cómo el rejuvenecimiento que se produce entre 3c y 3e provoca el cierre de la fósula cardinal.

4a-e.- CAR-2 (*Convexiphyllum gigas*) 4a y b (como 5a-b) corresponden a esquemas de la forma externa y aspecto externo del cáliz (la escala equivale a 10 mm.). 4c corresponde a la sección de menor diámetro obtenida y 4d un corte longitudinal donde se pueden observar las tábulas abombadas desarrolladas en relación con el septo antípoda. 4e es un detalle de la microestructura de la LMN en corte longitudinal (escala 0,25mm). En este dibujo, basado en la fotografía 8a de la lám. XI, se representa la trabeculización de la lámina media.

5b-c.- CAR-1 (*Convexiphyllum gigas*). 5a-b corresponden a esquemas externos como 4a-b.



La disposición en este punto es ya prácticamente radial y la zona axial, aunque ocupada por los citados finales septales, comienza a desarrollar un crecimiento, que va haciéndose amplexoide hacia el cáliz (ver sección longitudinal de CAR-2, fig. 51-4d).

La densidad septal es alta ya en dicho corte, con 46 SM por 19mm de diámetro.

Los cortes en la base del cáliz muestran una disposición levemente antipinnada, con una fósula cardinal marcada por sucesivas depresiones tabulares. El septo antípoda, a pesar del desarrollo parcialmente amplexoide, está siempre presente de modo conspicuo (fig. 51-5c).

La sección longitudinal muestra tábulas planas en general, levemente deprimidas en la periferia, complementadas por numerosas tábulas incompletas y arqueadas (fig. 51-4d). Dichas tábulas abombadas se asocian preferentemente con el septo antípoda, dándole un aspecto vesicular en corte transversal (fig. 51-5c).

En corte transversal se observan algunos lóculus interseptales ocupados por elementos tabulares irregulares de sección también vesicular. Dichas irregularidades son interpretadas como patologías en el tabulario, quizás debido al gran tamaño desarrollado por los ejemplares (ver lám. XI-4). Los septos menores no aparecen hasta los cortes de más de 30mm (entre 50 y 60 SM), ya en la base del cáliz y aún en este caso su desarrollo es escaso (ver esquemas de los cálices en vista externa, fig. 51-4b y 5b).

***4-2-2-3) *Microestructura*.-**

La microestructura es fibronormal desde el primer corte, aunque sufre una evolución muy marcada hacia el cáliz que demuestra que la sección de 20mm de diámetro es aún juvenil, y que el tamaño parece ser un carácter importante en el ejemplar (fig. 51-4c).

En dicho corte las LMN son realmente netas y continuas y el estereoplasma homogéneo y marcadamente fibronormal. Sólo existen zonas en las bases septales, relacionadas con el escaso tejido mural que aún se conserva, en las que aparece una leve tendencia tridente junto a la LMN.

En el corte a 27mm la continuidad de las LMN comienza a decaer, apareciendo numerosos entrecortamientos y bandas frontales o "stirn-zone" (fig. 51-5).

El corte longitudinal nos da información sobre esta región del coral en la que comienzan a fragmentarse las LMN. En la parte inferior de dicha sección observamos que las Láminas Medias Negras han desarrollado una compartimentación secundaria perpendicular a la línea de crecimiento del septo:

A partir de las LMN principales, parecen surgir otras LMN perpendiculares (ver fig. 51-4e y lám. XI-8a) que desarrollan fibras a ambos lados. Estas pequeñas LMN perpendiculares se acercan bastante a la idea de trabécula como región de crecimiento esferulítico progresivo en la vertical, siempre dependiente de un centro de calcificación. Aún así su continuidad vertical es escasa y su trazado es a veces oblicuo.

En cualquier caso estas regiones de apertura incipiente van dando paso a otras en las que los "stirn zone" se van generalizando y aparecen láminas medias abiertas y fibrosas, basadas en tejido fibroso fascicular (lám. XI-8b). Dichos fascículos, correspondientes a los sucesivos entrecortamientos de las LMN, alcanzan hasta la mitad de los grosores septales. En los cortes más altos, dichos fascículos sustituyen completamente a las LMN de las regiones apicales.

***C-4-2-3) *Convexiphyllum* sp. nov.**

- *Comentario*: Los tres ejemplares que describiremos, a pesar de su heterogeneidad, muestran caracteres en común, como son la organización septal, la tendencia a los

"rejuvenecimientos" o retracciones (cuasi-disepimientos en SSE/10-1) y la microestructura, lo cual apoya nuestra iniciativa de reunirlos bajo el mismo epígrafe. Aún así, la citada heterogeneidad recomienda no definir un taxón hasta no encontrar más material.

***4-2-3-1) Material.-**

El material estudiado corresponde a los ejemplares **SSE/10-1**, **SSE/10-8** y **SSE/13-20** (en negrita los ejemplares con LU).

***4-2-3-2) Forma externa** (fig. 52).-

Las formas externas de los ejemplares de este grupo son bastante heterogéneas. Así el ejemplar SSE/10-1 (fig. 52-14) es una forma gigante, con cerca de 80mm de longitud, por 45-35mm de diámetro máximo (la sección es oval), mientras que los otros dos ejemplares son de tamaño medio: SSE/10-8 (fig. 52-12) alcanza 30mm de longitud por 20mm de diámetro máximo y SSE/13-20 (fig. 52-13) con 23mm de longitud por 12mm de diámetro máximo.

Los tres ejemplares son curvos y trocoides con el cáliz moderadamente profundo. La superficie calicular es oblicua en SSE/10-1, algo menos en SSE/13-20 y casi horizontal en SSE/10-8.

La muralla es de grosor medio y lisa externamente en los tres ejemplares. El ejemplar SSE/13-20 muestra procesos de adaptación en la zona apical. SSE/10-8 y 13-20 desarrollan fuertes rejuvenecimientos.

***4-2-3-3) Morfología interna, ontogenia y microestructura** (fig. 51 y lám. XI-1 y 2).-

Los tres ejemplares presentan una disposición con la fósula cardinal en el lado convexo y los sectores cardinales aparecen engrosados diferencialmente cerca de la región calicular.

El ejemplar que vamos a tomar como referencia es SSE/10-8 (fig. 51-3), pues sus características son más equilibradas.

Las secciones compactas de este ejemplar muestran una estructuración fascicular algo menos desarrollada que la que describíamos en *Convexiphyllum pilitense*, en cierto modo más parecida a la de algunas secciones juveniles de *Rylstonia* (ver discusión).

En la primera sección (5,5mm por 23 SM) se observa una disposición septal fascicular con LMN en contacto en la zona axial (fig. 51-3a). El septo cardinal está ya ligeramente reducido, ocupando una base septal adelantada. El septo antípoda, los KL-2 y CL-2 son claramente más largos que los restantes, siendo los septos que dirigen los fascículos observados en la disposición.

La 2ª sección (fig. 51-3b), con 12mm por 30 SM, sigue siendo compacta y con disposición septal fasciculada, aunque con una clara aceleración en la inserción septal de los sectores antípodas, que igualan ligeramente sus longitudes. Las LMN siguen en contacto en el eje y los septos C y K continúan en un estado similar al de la sección anterior.

La sección 3ª (fig 51-3c), con 15,5mm por 34 SM, ya en la base del cáliz, presenta un septo cardinal totalmente reducido ocupando una amplia fósula cardinal, y un septo antípoda conspicuo, que aún se mantiene en contacto con algunos septos mayores. En este ejemplar no se han observado tábulas, sin embargo en esta sección los cuadrantes antípodas sufren una retracción en su longitud que abre un pequeño hueco alrededor del final axial del septo K. Esta retracción no afecta al grosor más o menos igualado de toda la sección.

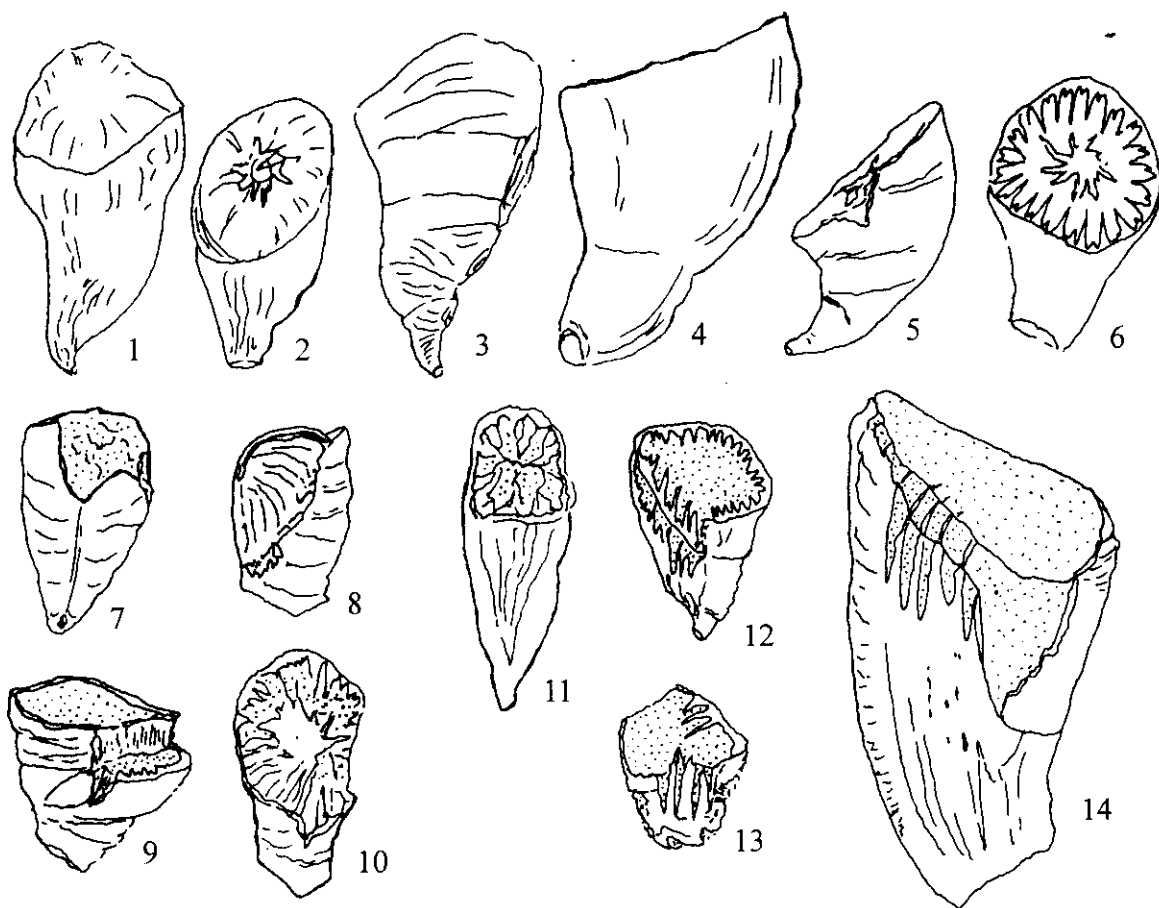


Figura 52.- Morfologías externas en *Convexiphyllum pilitense* y *Convexiphyllum* sp.; los ejemplares están dibujados a tamaño natural y numerados del 1 al 14. Las siglas de dichos ejemplares por orden numérico creciente son las que siguen:

**Convexiphyllum pilitense*.- LP2/8-68 (holotipo); LP1/7-37; LP2/8-67; LP1/8-11; LP1/7-14; LP2/10-35; LP2/9-37; LP1/7-8; LP1/7-39; LP1/7-34; CA/24-4.

**Convexiphyllum* sp..- SSE/10-8; SSE/13-20; SSE/10-1.

Las secciones 4ª y 5ª (figs. 51-3d y e), con 18-19mm por 36-37 SM, muestran el desarrollo de un amplio rejuvenecimiento que afecta al sector cardinal derecho. Al comienzo de este rejuvenecimiento la fósula cardinal se reduce en dimensiones y el septo cardinal vuelve a atravesarla por completo¹.

Más tarde el cardinal vuelve a retirarse (sección 5ª), a estas alturas los sectores antípodas ya han desaparecido casi por completo, quedando únicamente parte de algunos finales (septo K y algún otro) adosados a la fósula cardinal rejuvenecida, que aún persiste. La disposición septal fasciculada, responsable de la diferenciación en la longitud de algunos septos, persiste con la misma intensidad hasta el último corte estudiado.

La microestructura presenta un mesoplasma cerrado ó LMN que persiste hasta el cáliz, menos en las bases septales en las que las LMN comienzan a desaparecer en la 2ª sección. Dichas bases septales se van engrosando diferencialmente respecto a la parte axial del septo y muestran una estructura interna continua, sin separación de fases (lám XI-7). Los micoelementos en esta región periférica son principalmente lamelares, aunque las líneas de crecimiento muy marcadas en lámina convencional, corresponden como en tantos otros casos a pequeñas alineaciones fibrosas en mitad del tejido lamelar.

En la muralla se observa una evolución hacia una estructuración lamelar crenulada, que no llega a estar totalmente definida. En las zonas axiales de los septos en las que persiste la LMN, el tejido lamelar es bastante ortogonal y las lamelas son más pequeñas y recurvadas, con tendencia a desarrollar tridentes.

El ejemplar SSE/10-1 es, como decíamos, un ejemplar gigante. La sección de menor diámetro que hemos podido obtener debido a la ausencia de la zona apical, es aún una sección compacta con unas medidas de alrededor de 17mm por 34 SM y una disposición similar a la sección 2ª del ejemplar anterior aunque algo más irregular (fig. 51-1a).

Más arriba, alrededor de los 20-22mm por 40 SM (fig. 51-1b), comienza el desarrollo amplexoide de los cuadrantes antípodas, que perdura hasta los 28mm por 42 SM (fig. 51-1e). A partir de este momento la zona antípoda se retira casi por completo (únicamente resta algún final septal en la zona de eje) quedando únicamente los cuadrantes cardinales que van desapareciendo gradualmente hasta el borde calicular superior y que presentan elementos similares a las "Rylstonias" maduras, tales como son alta crenulación, irregularidad y discontinuidades en el trazado septal y una ligera tendencia hacia la aparición de disepimientos.

Esta fase es comparable en su conjunto, a un desarrollo caninoide, típico de las fases *dumonti-cornucopiae* a los que se añaden elementos típicos en la evolución y maduración de las Rylstonias más desarrolladas.

Las sección longitudinal alar (fig. 51-1c) muestra tábulas ligeramente inclinadas hacia la periferia que en su parte más distal presentan un cambio hacia una pendiente más pronunciada; en el eje, estas tábulas están apoyadas por otras tábulas, incompletas, de clara tipología abombada, que se asocian al septo antípoda. En el corte transversal de la sección superior, se

¹En este rejuvenecimiento, en el que la reducción de tamaño de la región cardinal conlleva la recuperación de la longitud "juvenil" del septo cardinal, que vuelve a atravesar la fósula, nos hace pensar que o bien dicha longitud no expresa por sí misma un determinado estado ontogénico, o bien que el rejuvenecimiento supone una vuelta atrás en la ontogenia. Esta segunda posibilidad nos parece claramente improbable, aunque cuadra con la denominación de este proceso como rejuvenecimiento. Pensamos que una vuelta atrás ontogénicamente hablando, es un contrasentido desde el punto de vista biológico (en realidad parecería más correcto denominar "retracciones" a este tipo de fenómenos).

Una tercera posibilidad, en cierto modo complementaria con la primera, sería considerar que la retracción afecta a un ejemplar con el cáliz muy profundo, sin apenas desarrollo de tábulas, y que el fenómeno provoca en realidad una "subida" de las zonas más cerradas de la fósula cardinal situadas en la parte más baja del cáliz. En tales zonas aún el septo cardinal atraviesa la fósula. Esto coincide con el hecho de que en principio no se pierda el número septal de la zona rejuvenecida, aunque sí se vea afectado el trazado de los septos.

observa el aspecto vesicular que producen estas tábulas en la zona axial.

En una sección longitudinal paralela a la anterior y realizada por la mitad del sector cardinal observamos como el crecimiento tabular controla el grosor de la zona cardinal y en cierto modo es también amplexoide (aunque no llegue a afectar a la longitud de los septos, fig. 51-d). En la fósula cardinal las tábulas muestran secciones irregulares de aspecto vesicular similares a algunas descritas tanto en *C. pilitense* como en *C. gigas* (lám XI-1c).

Estas vesículas, parecidas a disepimientos que crecen en las partes laterales de la fósula y de algunos interseptos de las especies tratadas son interpretadas como crecimientos patológicos quizás debidos al desarrollo de un tamaño exagerado para CRSSD.

La microestructura, al igual que en SSE/10-8, es básicamente lamelar. En la sección inferior los microelementos son lamelas recurvadas dispuestas ortogonalmente a las LMN a excepción de las bases septales en las que comienza a observarse la apertura descrita en el ejemplar anterior.

En este primer corte, aún la muralla externa tiene una estructuración lamelar simple. Hacia el cáliz las bases septales se van abriendo de modo que los septos van cobrando una textura lamelar continua. Así en el último corte las LMN han desaparecido por completo y los septos muestran una continuidad total (lám. XI-1a y b).

Los microelementos pasan de ser lamelas recurvadas y ortogonales al eje septal, a ser lamelas onduladas más largas que se ordenan con un patrón diferente, continuación del patrón que ha alcanzado la muralla externa. Este patrón que ya se vislumbraba en el cáliz del ejemplar anterior, está nitidamente desarrollado en éste, y consiste en una organización tridimensional en "caja de huevos". Esta caja de huevos corresponde en el grado de organización a la textura de los haces de fibras observables en la muralla de *Rylstonia* (recordemos el ejemplar 18-4) o de otros taxones que desarrollan una muralla externa fibrosa.

El ejemplar SSE/13-20 (fig. 51-2), el más pequeño de los tres, muestra un desarrollo irregular, debido a las adaptaciones apicales que deforman su sección, así como a los rejuvenecimientos que aparecen en la parte calicular. Aunque la disposición es irregular, aún podemos distinguir la organización fascicular y la aceleración de los cuadrantes antípodas. Las bases septales sin embargo no llegan a abrirse como en los ejemplares anteriores y la microestructura es lamelar ortogonal a tridente con LMN completas hasta el cáliz.

***C-4-3) Discusión general para el grupo 3^o**

***C-4-3-1) Nivel específico.-**

Las tres especies presentadas, así como los dos ejemplares incluidos en la sinonimia de la especie *Z. neogriffithi* EASTON, 1975, están bien asociados por los caracteres seleccionados para la diagnosis.

***4-3-1-1) *Convexiphyllum pilitense*.**- Esta especie es la mejor caracterizada de todas las incluidas en el género y marca los caracteres básicos del mismo. El estudio de su variabilidad demuestra que la correlación de rasgos como el de tamaño máximo o la aparición de los septos menores y el estadio de madurez no es evidente. Dicha madurez resulta estar mucho mejor determinada por la evolución microestructural y el desarrollo de la crenulación.

Por otro lado, el modo en el que se verifica la crenulación, resulta claramente peculiar, ya que, aunque de hecho se verifica en otros taxones (es muy corriente en *Rylstonia*), nunca se produce del modo expuesto más arriba, con la evolución descrita de las LMN. La aparición en dicho proceso, de centros de tendencia trabecular, así como la desorganización de las regiones axiales, son las principales relaciones microestructurales con *C. gigas*.

La complicación microestructural observada a lo largo del desarrollo ontogénico llega a ser notable y en la descripción presentada más arriba sólo hemos incluido aquellas observaciones que nos parecían más importantes (un estudio profundo de la misma podría ser el objeto de un trabajo aparte sobre la esqueletogénesis de la especie y la correlación entre la variabilidad morfológica y las variaciones microestructurales, tanto ontogénicas como poblacionales). Una de las observaciones más relevantes se refiere a la correlación entre la apertura calicular antipinnada y el mayor desarrollo de las regiones estereoplásmicas lamelares.

Esta correlación podría indicarnos que el ensanchamiento de la sección que tiene lugar cuando el desarrollo se polariza respecto a una mayor curvatura, crea regiones de diferente ritmo y direcciones de secreción. Así las zonas cardinales de la región convexa, que tienen un mayor grosor, podrían implicar una secreción menos verticalizada, que las antípodas, más adelgazadas.

Este crecimiento más ancho de las zonas gruesas, se relaciona con un mayor desarrollo lamelar, lo que podría implicar que las superficies de secreción de las regiones lamelares respecto a las más fibrosas eran más irregulares, oblicuas o en cualquier caso "no verticales" (ver capítulo VII "Esqueletogénesis").

***4-3-1-2) *Convexiphyllum gigas*.**- Es una especie gigante y la más alta estratigráficamente hablando de todo el material estudiado en esta Tesis. Se relaciona con la especie anterior por la evolución de la zona axial, tábulas abombadas y vesiculares y desarrollo antipinnado hacia el cáliz, aunque la ausencia de cortes juveniles por debajo de los 19mm, impiden cerciorarnos sobre la naturaleza fasciculada de la disposición.

La microestructura es netamente diferente, en donde los estereoplasmas lamelar ortogonal y tridente de organización compleja de *C. pilitense* y *C. sp. nov.* están sustituidos por fibras puras, que sólo localmente muestran desarrollo de tridentes. La crenulación calicular y la apertura de las LMN en *C. pilitense* sería sustituida en este caso por un intenso proceso de stirn-zone cuya organización también resulta ser irregular. En esta especie, las LMN llegan a producir elementos trabeculares mucho más evidentes que en la especie anterior.

El hecho de que estos dos ejemplares aparezcan en afloramientos más modernos que las otras especies (en este caso la diferencia de edad es mucho más evidente que en el caso de la

comparación entre LP y SSE), podría apoyar la existencia de un fenómeno de fibrización (ver capítulo IX-I).

***4-3-1-3) *Convexiphyllum* sp. nov.**- Tanto la disposición fascicular, la evolución de la región axial, la microestructura lamelar con LMN preponderantes y la aparición de formas de gran tamaño, incluyen la especie en el género *Convexiphyllum*.

Las tábulas, aunque sólo presentes en el ejemplar de mayor tamaño son similares a las que observábamos en *C. gigas*, que por otro lado son similares (abombadas) a las tábulas axiales de *Rylstonia* (ver las descripciones de este género).

Otras similitudes con *Rylstonia* son el acortamiento del Cardinal, algo más acelerado que en las otras dos especies.

En detalle, la microestructura lamelar de esta forma, es peculiar, sobre todo en muralla y bases septales, así como la evolución ontogénica más irregular de la disposición fascicular o el desarrollo de la región amplexoide del ejemplar gigante SSE/10-1. Todos estos caracteres la diferencian claramente de las otras dos especies estudiadas.

***4-3-2) Nivel de género y familia.-**

El desarrollo antipinnado en el cáliz que en el pasado nos hizo relacionar *C. pilitense* con el grupo de *Cania* (RODRÍGUEZ & FALCES, 1992), es claramente secundario y la ontogenia de esta forma nada tiene que ver con un desarrollo verdaderamente caninoide. Esta neta diferencia se ve correlacionada por una marcada separación microestructural entre ambos grupos, que por tanto quedan realmente alejados, a excepción de las escasas similitudes que puedan establecerse entre *Maimonella lamellatum* y ejemplares más lamelares de *Convexiphyllum* sp. nov. como SSE/10-8.

La convexidad del cáliz está desarrollada en su mayor grado en la especie tipo, *C. pilitense*, pero también se observa en todas las demás. Esta evolución de la zona axial de los septos es en cierto modo similar o paralelo a la individualización de una columnilla axial, como sucede en *Rylstonia*, que además muestra en su variabilidad un grupo de formas sin un desarrollo de verdadera columnilla (*Rylstonia? ambiguum*).

La gran diferencia en la evolución de dicha región en ambas formas se refiere quizás a que en un caso la misma se basa en la disposición fascicular, que no desaparece en ningún momento, manteniendo las LMN axiales en contacto hasta el mismo cáliz (*Convexiphyllum*), mientras que en *Rylstonia* la disposición fascicular es rápidamente sustituida por una organización radial, proceso que se correlaciona con la independización también temprana de la zona axial (se hace convexa).

La organización fascicular que se hace convexa en el cáliz también aparece en el género de la Familia Zaphrentoididae *Ankheasma*, aunque las placas caliculares sobresalientes en este género parecen estar más bien relacionadas con las paredes fosulares, rasgo que asocia *Ankheasma* con otro género de Zaphrentoididae, *Sychnoelasma* (ver discusión en *Sychnoelasma* sp.). Las diferencias de ambos géneros con *Convexiphyllum*, parecen ser también microestructurales, como podemos mostrar por nuestros ejemplares de *Sychnoelasma* sp. o por el aspecto de las fotografías que se pueden observar en la bibliografía respecto a ambas formas (ver la citada discusión).

Además existen otras formas de CRSSD en esta tesis con desarrollo fascicular, como pueden ser *Saleelasma alta* o *Amplexizaphrentis? hispanica*.

En el caso de *Saleelasma alta*, a pesar de tener la fósula también en el lado convexo, el desarrollo de la región axial a lo largo de la ontogenia es marcadamente diferente, si cabe contrario, ya que en lugar de desarrollar convexidad, lo que se forma más bien es una apertura

o hueco axial incipiente. Además *Saleelasma* muestra una mayor cercanía en gran parte de sus rasgos con *Zaphrentites* sp., que es un Hapsiphyllido.

La especie que hemos asignado en esta tesis a *Amplexizaphrentis* (*A.?* *hispanica*) tiene también un desarrollo fascicular, sin embargo el lado cardinal aparece siempre en la zona cóncava, no existe ninguna tendencia a la convexidad calicular y la microestructura es diferente. En realidad, en el grupo de *Amplexizaphrentis* (entendido como grupo formas relacionadas con la especie *A. enniskelleni*), lo normal es desarrollar una amplia apertura axial de desarrollo amplexoide (ver también género *Barytichisma* MOORE & JEFFORDS, 1942), en lugar de un región convexa y prominente.

En cualquier caso, el parecido más claro de todas las formas citadas parece ser el que *Convexiphylum* guarda con *Rylstonia*. Dicha relación demuestra ser de mayor peso, ya que implica semejanzas microestructurales (estereoplasmas con organizaciones similares) y morfológicas (regiones axiales convexas y desarrollo fascicular) y grupos que pueden considerarse en cierto modo intermedios entre ambos géneros como son *Convexiphylum* sp. nov. o *Rylstonia? ambiguum* (ejemplares sin verdadera columnilla de *Rylstonia*).

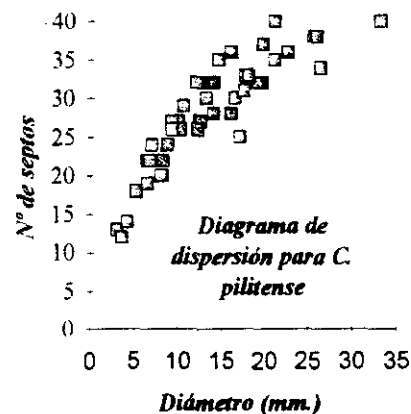
Tabla de variabilidad para el género *Convexiphyllum*

Convexiphyllum pilitense

Sigla	Diam	Nº sep	Formul	Card	Sm	Crenul	Tábulas
CR 24-1a	10	27	7-8 6-5	alto	no	no	rejurv
b	14	32	7-8 5-6	alto	no	no	
c	16	36	7-9 8-6	lino	?	media	
CR 24-4a	12.5	32	7-6 6-7	alto	no	no	
b	21	35	8-7 7-7	bajo	?	no	muchas
LP1 7-26	9.2	27	6-6 5-4	alto	no	no	
LP1 7-8a	8.2	20	4-4 3-3	alto	no	no	
b	17	25	4-5 5-5	bajo	no	baja	
c	18	32	7-7 6-6	bajo	medio	baja	
LP1 7-43a	8.7	24	5-5 4-4	alto	no	no	
b	16.5	30	7-7 5-5	medio?	medio	no	
LP2 9-37a	3.1	13	2-1 2-2	alto	no	no	
b	7.1	22	5-4 3-4	alto	no	no	
c	13.2	30	7-7 5-5	medio	si	no	
LP1 7-39a	8	20	4-4 3-3	alto	no	no	
b	16	28	6-6 5-5	bajo	si	baja	algunas
LP2 10-35a	10.2	26	6-6 4-4	alto	no	no	
b	22.5	36	9-9 6-6	bajo	si	alta	tábulas
LP1 7-14a	3.6	12	2-2 1-1	alto	no	no	
b	5.2	18	4-4 2-2	alto	no	no	
c	6.5	22	5-5 3-3	alto	no	no	
d	9.2	26	6-6 4-4	alto	no	no	
e	12.4	27	6-6 5-4	bajo	no	no	
f	14	28	6-6 5-5	bajo	medio	no	
g	19.5	32	7-7 6-6	bajo	si	media	
LP1 8-11a	7	24	5-5 4-4	alto	no	no	
b	12.6	27	5-6 5-5	alto	no	no	
c	17.5	31	6-8 6-5	alto	no	no	
d	19	32	7-8 6-5	bajo	no	no	
e	22.6	36	9-9 6-6	bajo	si	media	algunas
LP2 8-67a	4.2	14	2-2 2-2	alto	no	no	
b	6.8	22	5-5 3-3	alto	no	no	
c	19.7	37	10-9 6-6	bajo	si	media	
LP1 7-37a	14.5	35	8-8 7-7	alto	no	no	
b	21	40	10-10 7-7	bajo	si	alta	
LP2 8-68a	6.5	19	4-4 3-3	alto	no	no	
b	12.2	26	5-6 4-4	alto	medio	baja	
c	26.3	34	8-8 6-6	bajo	alto	alta	tábulas
LP2 9-47a	10.6	29	6-7 5-5	alto	no	no	
b	25.5	38	9-9 7-7	bajo	si	alta	muchas
LP2 9-48a	8.3	22	5-4 3-4	alto	no	no	
b	17.6	33	7-7 7-6	alto	medio	no	
c	25.8	38	8-11 7-6	medio	si	alta	
d	33	40	9-11 7-7	bajo	si	muy alta	tábulas
SANbb-36a	12	32	7-7 6-6	alto	medio	no	
b	18	33	7-8 6-6	bajo	si	media	

Leyenda:

- *Diam: diámetro máximo.
- *Nº sep: número de septos.
- *Formul: fórmula septal.
- *Card: septo cardinal (tres estados según su desarrollo).
- *Sm: desarrollo septos menores (tres estados).
- *Crenul: desarrollo de crenulación.
- *Tábulas.



Convexiphyllum gigas

CAR-1a	30			alto	no	no	medio
b	55	61	15-15 13-12	bajo	bajo	medio	alto
CAR-2a	19	48	14-10 8-10	alto	no	no	medio
b	45			medio	bajo	alto	alto

Convexiphyllum sp.

SSE 10-8a	5.5	23	5-6 3-3	medio	no	no	no
b	12	30	7-7 4-5	medio	no	no	no
d	18	37	7-8 6-6	bajo	bajo	alto	no
SSE 10-1a	17	34	8-8 5-5	medio	no	no	bajo
c	28	42	9-10 6-7	bajo	bajo	alto	alto
SSE 13-20	14	32	8-8 5-5	bajo	no	no	no

Capítulo VI-D

Grupo de *Rylstonia*.

***D-1) Introducción general.-**

En este capítulo vamos a intentar reflejar todos los argumentos y observaciones sobre el grupo morfológico de corales solitarios, particularmente abundante en la Sierra de la Estrella, que nos parece claramente relacionado con el género *Rylstonia* creado por HUDSON & PLATT en 1927.

Existen dos regiones cuyo desarrollo es clave para la comprensión del género. Éstas son el disepimentario y la columnilla axial.

El disepimentario, en este tipo de corales, semeja al grupo de *Caninia cornucopiae* en el sentido del mismo dado por CARRUTHERS (1908), en que ambos pueden desarrollar disepimentos en los estadios más avanzados de su crecimiento, teniendo un carácter mixto, al poder coexistir formas con y sin disepimentos en la misma asociación (ver la especie *Rylstonia benecompecta* HUDSON & PLATT, 1927) e incluso pudiendo encontrar asociaciones que siempre (ver el género *Hettonia* HUDSON & ANDERSON, 1928) o también nunca (ver la especie *Rylstonia stirtonensis* HUDSON, 1943a) desarrollan este tipo de marginario. Son pues, junto con *Caninia*, la excepción entre los solitarios sin disepimentos, ya que ambos son típicos de estas asociaciones y sin embargo pueden tener disepimentario.

La columnilla axial de *Rylstonia* es en general sólida. Según la bibliografía esta columnilla puede ser considerada construccionalmente equivalente a la descrita para el género *Lophophyllidium* en el sentido amplio dado al mismo por FEDOROWSKI (1974), a excepción de la importancia que puede jugar el tabulario en su formación, sobre todo en secciones cercanas al cáliz. Estas tábulas periaxiales son abombadas y cuando están bien desarrolladas son "Aulofilodes".

Dentro de la variabilidad del género respecto a la construcción de este elemento morfológico, existen posibilidades, como son la desaparición completa y posterior reaparición en determinadas situaciones, interpretadas como de "estrés" ambiental por HUDSON & ANDERSON (1928, concepto de dediferenciación o crecimiento difimórfico), o un desarrollo laxo e irregular como el descrito en la especie *R. laxocolumnata* por SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974a).

Descripciones microestructurales del género pueden leerse en WANG (1950) y también en SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974a). Dichas descripciones consideran el género en conjunto como esencialmente lamelar.

Dividiremos las observaciones en dos grandes grupos, uno referido a las formas típicas de *Rylstonia*, con desarrollo de columnilla axial, y otro grupo dedicado a algunos ejemplares similares en todos los rasgos a los demás, pero que no llegan a desarrollar columnilla independiente.

***D-2) Formas con columnilla:**

***Rylstonia* HUDSON & PLATT, 1927 (pg.39).**

Especie tipo: *Rylstonia benecompecta* HUDSON & PLATT, 1927 (pg. 44, lam.I). Zona de *Dibunophyllum*, Viseense de las Islas Británicas.

Diagnosis- "Corales solitarios, curvados y conocilíndricos, con estructura axial de tipo columela, con una lámina axial dilatada y láminas septales radiales asociadas a tabelas; en estadios

tempranos, la lámina axial es continua con el septo antípoda y todos los septos dilatados; la dilatación decrece primero en los cuadrantes cardinales; el cardinal y también normalmente el par de metaseptos adyacente, marcan la fósula, desarrollada sobre el lado convexo del coral; en estados maduros, se desarrolla un marginario con grandes disepimientos concéntricos o en parte angulados y septos menores degenerados; tábulas inclinadas desde la columela hacia el marginario; puede aparecer crecimiento difimórfico durante el cual, la columela desaparece y las tábulas son planas"(traducida directamente de HILL, 1981, pg. F358). Tournaisiense superior y Viseense de Europa Occidental y Norte de África.

-*Comentario:* Este grupo de ejemplares ha sido el primero en ser abordado de una manera integral (microestructura, más ontogenia, más variabilidad) en esta Tesis. Es por esto que hemos optado por conservar la estructura de la redacción original, aunque sea diferente a la de los demás grupos, ya que refleja el proceso seguido durante la investigación y puede ser interesante desde el punto de vista metodológico. En primer lugar definimos los elementos y las estructuras comunes a todo el grupo. Posteriormente redactamos un estudio microestructural detallado de dos ejemplares significativos. Más tarde se aborda el problema de la variabilidad, con la consecuente distinción de diferentes grupos específicos y a la par de dicha distinción se perfila la discusión final. El capítulo microestructural, debido a su extensión ha sido incluido como un apéndice y parte de sus conclusiones se han introducido en el epígrafe de generalidades.

D-2-1) *Material.

El material correspondiente a este grupo es un conjunto de 55 ejemplares. Para su estudio hemos realizado 155 secciones en lámina delgada convencional (16 de ellas longitudinales), así como 20 secciones en lámina ultrafina (7 de las mismas longitudinales también). Los ejemplares están distribuidos del siguiente modo (el orden sigue los niveles estratigráficos ascendentes y dentro de cada nivel los tamaños crecientes según las tres formas distinguidas; en negrita se colocan los ejemplares con LU):

*Cuenca de los Santos (13 ejemplares):

-Sierra Cabrera, tramo 3 (9 ejemplares).- *Forma 1º:* SC/3-12, 24, **33** y 31. *Forma 2º:* SC/3-16, 19, **22**, **20**.

-Cerro Armeña, parte alta del tramo 3, nivel 24 (2 ejemplares).- *Forma 2º:* CA/24-1 y 2.

-Las Pilitas, unidad 6 (2 ejemplares).- *Forma 1º:* LP2/8-52, **LP2/10-38**.

*Cuenca del Guadiato (41 ejemplares):

-El Couce (3 ejemplares).- *Forma 1º:* COU2-2. *Forma 3º:* COU-7 y 31.

-Sierra de la Estrella, nivel 10 (22 ejemplares).- *Forma 1º:* SSE/10-**32**, **73** y 58. *Forma 2º:* SSE/10-51, 22, 11, **66**, 2, 9, 23 y **10?-76**. *Forma 3º:* SSE/10-15, 48, **72**, 74, 68, 52, 20, 21, 65 y **10**.

-Sierra de la Estrella, nivel 13 (5 ejemplares).- *Forma 3º:* SSE/13-5, 1, 9, 10 y 18.

-Sierra de la Estrella, nivel 14 (3 ejemplares).- *Forma 2º:* **SSE/14"-18** y SSE/14-9. *Forma 3º:* SSE/14-5.

-Sierra de la Estrella, nivel 15 (3 ejemplares).- *Forma 3º:* **SSE/15-8**, **9** y 23.

-Sierra de la Estrella, nivel 18 (6 ejemplares).- *Forma 2º:* SSE/18-102 y 109. *Forma 3º:* **SSE/18-4**, 16, 84, y **111**.

-Sierra de la Estrella, nivel 21 (1 ejemplar).- *Forma 2º:* SSE/21-1.

D-2-2) *Introducción morfológica. Generalidades.-

***D-2-2-1) *Morfología externa* (fig. 55).-**

- Ceratóides (ver cuadro de formas externas, existiendo algunos ejemplares cilíndricos, como SSE/13-1 ó SSE/15-8 y otros algo más abiertos (trocoídes), como SSE/10-10).
- Dimensiones variables, con 10-45mm de longitud por 10-16mm de diámetro máximo.
- Curvatura marcada, con la zona cardinal situada en la parte convexa.
- Muralla externa lisa y en general fina.
- Profundidad del cáliz media o baja, con una columnilla axial prominente que puede alcanzar la altura del borde superior del cáliz.
- Los ápices no muestran procesos de fijación al sustrato.
- Los rejuvenecimientos son comunes y están asociados a los disepimentos transeptales.

***D-2-2-2) *Morfología interna* (fig. 53, 54, 57, 58, 59 y 60).-**

***2-2-2-1) *Aparato septal*:**

- Disposición septal fascicular-pinnada en cortes apicales (por ejempl. lám. XII-3 y 9).
- Disposición septal radial-antipinnada hacia el cáliz (por ejempl. lám. XII-6).
- Longitudes septales equilibradas a excepción del plano C-K (por ejempl. lám. XII-1)
- Septo C más corto y fino, que puede estar situado sobre una base septal adelantada (pedestal, por ejemplo lám. XII-4, 5 ó 7).
- Septo K ligeramente más largo, directamente relacionado con la columnilla axial (XII-5).
- Fósula cardinal ensanchada hacia el eje, presente e incluso previa a la formación de la estructura axial (XII-2, 4 ó 5).
- Hacia el cáliz los lados de la fósula se van haciendo más paralelos. A la vez se verifica la retirada del Cardinal mediante la progresiva reducción de su base septal adelantada, conforme se va acortando la parte axial del mismo (XII-10, 15).
- La densidad septal es en general baja (XII-12 y 13). En el intervalo entre 10-12mm de diámetro máximo, el número de septos mayores oscila entre 22 y 28. El diámetro máximo alcanza los 15,5mm y el número septal mayor, 31 (ver tabla de variabilidad al final del capítulo). Los mayores valores en la densidad septal, como veremos en el apartado de variabilidad están correlacionados con un menor desarrollo de la columnilla axial, detalle que se afirma claramente en las formas sin columnilla (las de mayor densidad septal).
- Estructuras muy gruesas. Hacia el cáliz el engrosamiento es diferencial o polarizado, más marcado en las zonas cardinales (antipinnamiento, XII-13).
- Septos menores: en general de aparición tardía, escaso desarrollo y sin contratingencia. Su microestructura suele ser abierta, sin LMN (XII-14).
- La microestructura del estereoplasma varía desde ejemplares totalmente lamelares (LP2/10-38, apéndice microestructural) a ejemplares totalmente fibrosos (SSE/10-72, lám. XIII-8, y fig. 56-4) aunque el conjunto se caracteriza por el desarrollo de elementos intermedios que hemos denominado "tridentes" (lám. XIII-10 ó fig. 56-3).
- El mesoplasma varía en el mismo ejemplar de LMN generalizadas en los ápices a LMC aserradas ó vermiculares en los cálices. Las LMN son granulares, las LMC son granulo-fibrosas ó fibrosas según el borde sea aserrado o vermicular respectivamente (lám. XIV). Las LMN también pueden evolucionar (aunque menos corrientemente) sin aperturas, dando lugar más bien a un fenómeno de trabeculización (fig. 56-3 y 5).

**2-2-2-2) Tabulario:*

- Dado el gran grosor de las estructuras, el desarrollo del tabulario es en general bajo, apareciendo solamente cerca del cáliz. En tal caso las tábulas más completas son semicirculares, desarrollándose únicamente en los cuadrantes adelgazados. Dicho semicírculo da un aspecto típico a la sección (XII-6).
- Cuando están presentes, las tábulas cercanas a la columnilla son abombadas y bastante inclinadas. Las tábulas más periféricas (basales) sin embargo son cóncavas hacia el cáliz e incluso horizontales (XII-16, 18).
- La microestructura de las tábulas es la misma que la del estereoplasma septal ó pericolumnar.

**2-2-2-3) Muralla y Disepimentario:*

- La muralla externa es fina y lisa. En las zonas sin disepimentos el mayor grosor del marginario está formado por las bases septales.
- Los disepimentos se observan en cerca de la mitad de los ejemplares (22-25 casos), aunque no alcanzan un buen desarrollo (3-5 filas) más que en la cuarta parte (8-10 casos, ver lám. XII-15, 16 ó 17).
- Su aparición es siempre puramente calicular. Cuando se desarrolla en una forma antipinnada, su mayor extensión se produce en los cuadrantes antípodas.
- Su estado inicial (la 1ª fila) es transeptal tendiendo a marcar un disepiteca. Esto repercute en los septos menores que algunas veces se ven repetidos en cada fila de este tipo de disepimentos (fig. 54-1).
- En las formas con mayor número de filas los disepimentos son más regulares e interseptales y normalmente implican la aparición de carenas laterales esporádicas relacionadas con los septos menores (fig. 56-1 y 2).
- Las filas de disepimentos son discontinuas.
- Los disepimentos son muy verticales, largos y escasamente abombados.
- La microestructura del marginario es tridente-fibrosa y puede aparecer fasciculada, en íntima relación con procesos de crenulación, que en muchos ejemplares llegan a ser intensos.

**2-2-2-4) Columnilla axial:*

- En general podemos distinguir dos tipologías principales, una simple con una sola lámina axial de origen K (XII-1), y un segundo tipo, más complejo, en el que son varias láminas desordenadas las que forman la estructura (XII-11 ó 14).
- En columnillas maduras, normalmente podremos distinguir dos zonas diferentes, por un lado el núcleo formado por la o las láminas septales, que puede ser poroso, y por otro lado, una zona periférica que es la que está en íntima relación con las tábulas. Esta zona periférica puede dar lugar a la formación de "collares" en algún ejemplar, aunque normalmente el fenómeno más propio es el de la lobulación (XII-14 ó 17).
- En regiones caliculares pueden observarse fenómenos de reducción de la estructura e incluso desaparición completa y posterior recuperación (dediferenciación, XII-16).
- Si bien la columnilla suele aparecer en secciones de bajo diámetro, existen varios casos en los que su formación se retarda considerablemente (fig. 53-8).
- La microestructura en el núcleo de la columnilla es similar al de los septos aunque con un bajo desarrollo estereoplásmico (XIII-6 ó 9).
- La microestructura de la zona periférica, ya sea más o menos fibrosa, siempre sufre típicos procesos de lobulación radial centrífuga (XIII-9).

***2-2-3) *Ontogenia*.-**

a) La fase inicial de desarrollo está basada en un crecimiento fascicular, de LMN¹ unidas en el eje. Esta disposición fascicular no alcanza gran desarrollo, con la tendencia ya desde un principio a obliterar los huecos alares. A pesar de todo en algún ejemplar los vestigios de la disposición fascicular se retienen hasta cortes más altos (ejemplar SSE/18-84, lám. XII-9 y fig. 58-9).

b) El crecimiento, que está dirigido por el plano CK, cambia cuando éste comienza a dividirse. Lo primero en separarse es el septo cardinal. El resto de la LMN del plano CK queda asociado al septo antípoda. De este modo la formación del hueco fosular es anterior a la segregación de la columnilla. El crecimiento a partir de este momento es radial y compacto, alcanzándose la mayor densidad septal.

A lo largo de esta fase dominada por LMN, se segrega, antes o después, el núcleo columnar, pero no llega a independizarse completamente, pudiendo observarse reversiones entre la unión y desunión de las LMN de núcleo y septos (fig. 53-11).

c) En la fase siguiente se produce la apertura de los huecos interseptales. Estos huecos permiten por un lado el desarrollo de la zona periférica columnar más o menos lobulada, y por otro conllevan la aparición de tabulas. Algo más tardíamente se desarrolla el marginario, con la posible aparición de disepimentos.

Microestructuralmente la evolución en esta zona alta del coral coincide en general con la apertura de las estructuras, ya que las LMN comienzan a abrirse en este mismo sentido provocando también la posterior evolución de los diferentes dominios microestructurales. El proceso de apertura del mesoplasma y compartimentación del estereoplasma, típico de formas adultas, es una crenulación típica, que en su máxima expresión llega a ondular los bordes externos de las estructuras (fig. 56-1 y 2). El mesoplasma también puede quedar cerrado y evolucionar hacia el cáliz dando lugar a subdivisiones de una trabeculización incipiente (ver esquemas en la fig. 56-3 y 5).

***D-2-3) *Variabilidad*.-**

Para la exposición de la variabilidad en nuestro conjunto vamos a hablar de tres especies diferentes (que se corresponden a las tres formas que distinguíamos al principio, en el apartado de material), una de ellas nueva, pero siempre teniendo en cuenta que la división propuesta es provisional hasta que las colecciones de *R. benecompecta* y *R. stirtonensis* sean estudiadas desde el punto de vista microestructural.

Dado que existen ejemplares entre dichas agrupaciones específicas que pueden ser considerados formas intermedias, su validez y estatus taxonómico se discutirá principalmente en el próximo apartado.

***D-2-3-1) Forma 1ª: *Rylstonia benecompecta* HUDSON & PLATT, 1927, (forma lamelar)**

- *Comentario*: grupo formado por ejemplares de estereoplasma lamelar con morfología y variables típicas de *R. benecompecta*. Dado que la microestructura del estereoplasma descrita para esta especie también es lamelar (WANG, 1950), la inclusión de nuestros ejemplares en la misma es de momento totalmente coherente. La distinción entre paréntesis, como forma lamelar, no tiene pretensiones de clasificación, únicamente queremos distinguirla así de la forma tridente-fibrosa típica de la Sierra de La Estrella, que morfológicamente también entra en la variabilidad de *R. benecompecta*.

- *Descripciones.*-

Distinguimos dentro del grupo aquellos ejemplares con columnilla simple (1a) de aquellos otros con columnilla compleja (1b).

1a) LP2/10-38 (fig. 59-2), **SSE/10-32** (ambos con LU).- Con columnilla axial de núcleo más bien simple y periferia fibro-lamelar lobulada. Los estereoplasmas lamelares son gruesos y ortogonales, al modo de *R. sguilmensis*, SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974, pg. 252), pero con elementos de menor tamaño y con tendencia al recurvamiento. Mesoplasmas abiertos sólo en el cáliz, con morfología vermicular de escaso grosor y naturaleza micoelemental gránulo-fibrosa.

El estereoplasma de los ejemplares **COU2-2** y **SSE/10-73** (ambos con LU, ver fig. 53-7 y fig. 57-6, y lám XIII-10) es similar, únicamente se diferencia en que los elementos lamelares son más claramente recurvados (casi tridentes) y su dirección no es exactamente ortogonal si no que forma un ligero "falso diedro" con el mesoplasma ya que los elementos no son lamelares puros. Este falso diedro es localmente variable.

1b) SC/3-12, 24, 33, (fig. 57) **SSE/13-5** y **SSE/10-58**.- Mismas características microestructurales que el grupo anterior, quizás con una mayor tendencia a formar tridentes. La principal diferencia radica en la posesión de una columnilla axial compleja e irregular con aparición de poros. Cada columnilla es diferente, e incluso la columnilla de SC/3-33 es cercana a la de LP2/10-38. SSE/10-58 es un ejemplar de pequeño tamaño, quizás un juvenil.

*D-2-3-2) Forma 2ª: *Rylstonia densa* sp. nov.

- *Derivatio nomini*: debido a que las estructuras son gruesas hasta la base del cáliz, siendo escasas o ausentes las tábulas y los disepimientos.

- *Holotipo*: SSE/10-22. Los demás ejemplares de SSE/10 son paratipos.

- *Diagnosis*: "*Rylstonia* con el estereoplasma variable, principalmente tridente, columnilla simple (sólo una lámina K) que no ensancha hasta la base del cáliz. Los mesoplasmas son LMN cuya máxima evolución es una apertura tímida y/o procesos de entrecortamiento más marcados hacia el cáliz. Densidad septal alta. Escaso desarrollo de disepimientos, que en caso de aparecer son transeptales".

- *Descripciones.*-

Dividimos el conjunto en dos grupos diferentes según el conjunto de afloramientos implicado, pues existen ligeras diferencias generales entre el conjunto de Los Santos y el de Guadiato. Además incluimos aquí un tercer grupo heterogéneo, formado por los ejemplares intermedios o de caracteres ambiguos entre las tres formas presentadas.

Figura 53.- Morfología interna y variabilidad en *Rylstonia densa*.-

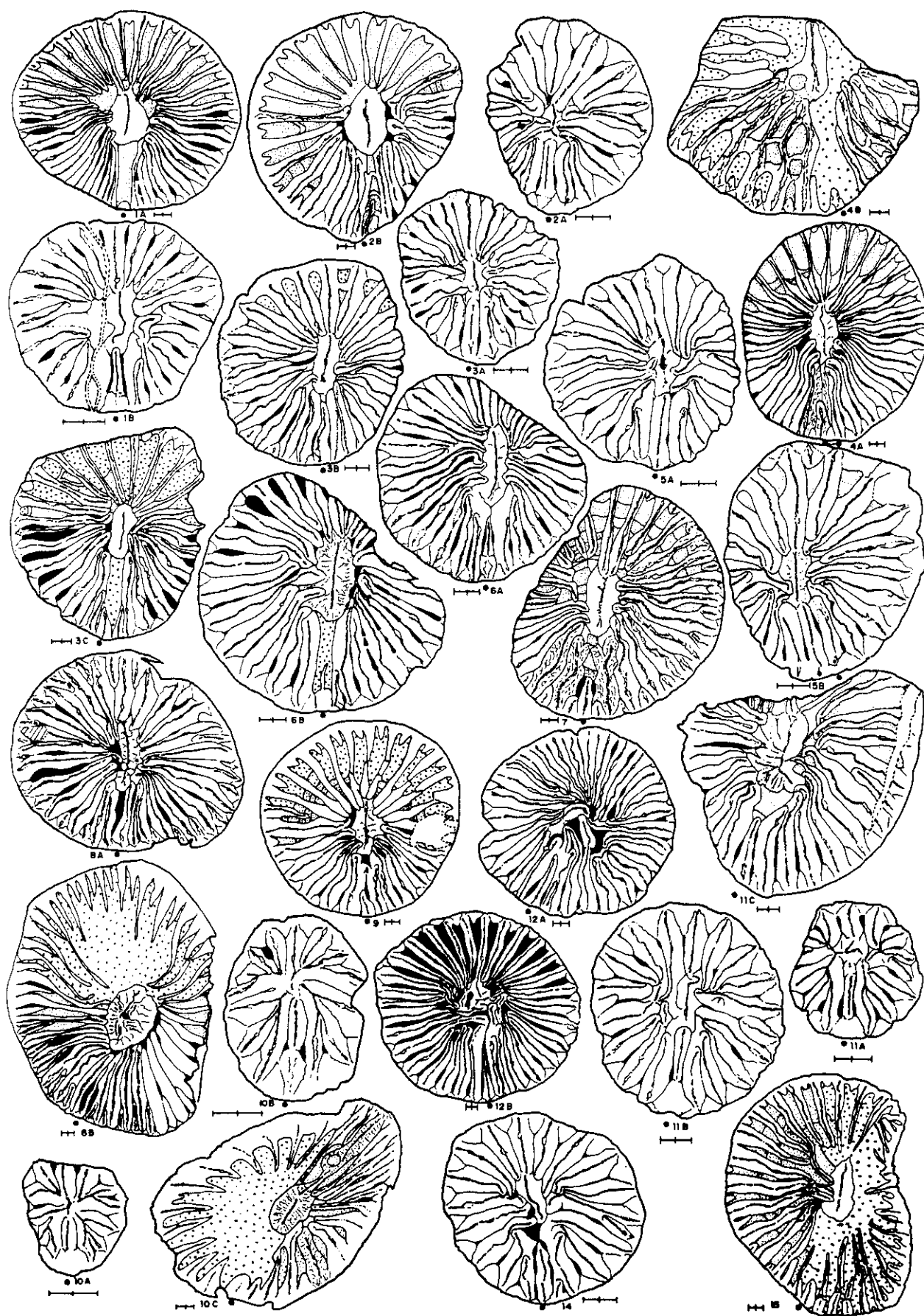
*Ejemplares de la Sierra de la Estrella:

1A-B.- SSE/10-22 (holotipo).	2A-B.- SSE/10-2.	3A-C.- SSE/10-23.
4A-B.- SSE/10-11.	5A-B.- SSE/10-66.	6A-B.- SSE/10-51.
8A-B.- SSE/10-76.	9.-SSE/10-9.	14.- SSE/14"-9.

*Ejemplares de Sierra Cabrera:

11A-C.- SC/3-16.	12A-B.- SC/3-19.	15.- SC/3-22.
------------------	------------------	---------------

Las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.



2a) SC/3-22 (LU), 19, 16 y 20 (LU), ver fig. 53 y 57. Estos cuatro ejemplares sin disepimientos y con columnilla sólo visible en el cáliz marcan los casos de Sierra Cabrera, en los que para el mismo rango de tamaños que en la especie anterior, la morfología es diferente en sentido dado en la diagnóstico de esta especie nueva. Los ejemplares de Sierra Cabrera son los más "densos" de esta especie, con escaso desarrollo de la columnilla (sólo aparece individualizada en el cáliz) y con una densidad septal alta.

El ejemplar 22 tiene una microestructura lamelar-tridente en falso diedro; los ejemplares 19 y 16 sin embargo muestran estereoplasmas con desarrollo de tridente puro ortogonal, mientras que 20 es completamente fibroso y también ortogonal (fibronormal).

2b) Ejemplares de la Sierra de la Estrella, SSE/10-11, 66, 22, 9, 23, 51, 2, 14-9, 14"-18, 18-102, 18-109 y 21-1 (ver fig. 53). Este grupo está algo más desarrollado estructuralmente que el anterior, aunque en general la variabilidad es bastante grande, dentro de los límites de la diagnóstico.

Los ejemplares 10-11 y 66 (fig. 53-4 y 5) tienen estereoplasma lamelar-tridente en falso diedro como SC/3-22 (ver esquema microestructural en la fig. 56-3), así como una fila de disepimientos transeptales.

22 y 9 (fig. 53-1 y 9) tienen una microestructura con capas tridentes y capas más lamelares alternándose, así como con disepimientos transeptales incipientes.

23, 51, 14-9, 14"-18, 18-109 y 21-1 (18-102 es considerado un ejemplar juvenil asociable a este grupo) tienen microestructura tridente a tridente fibrosa, sin disepimientos (algún amago en 23 y 14"-18).

El ejemplar 10-2 es completamente fibroso, con una fila incompleta de disepimientos transeptales.

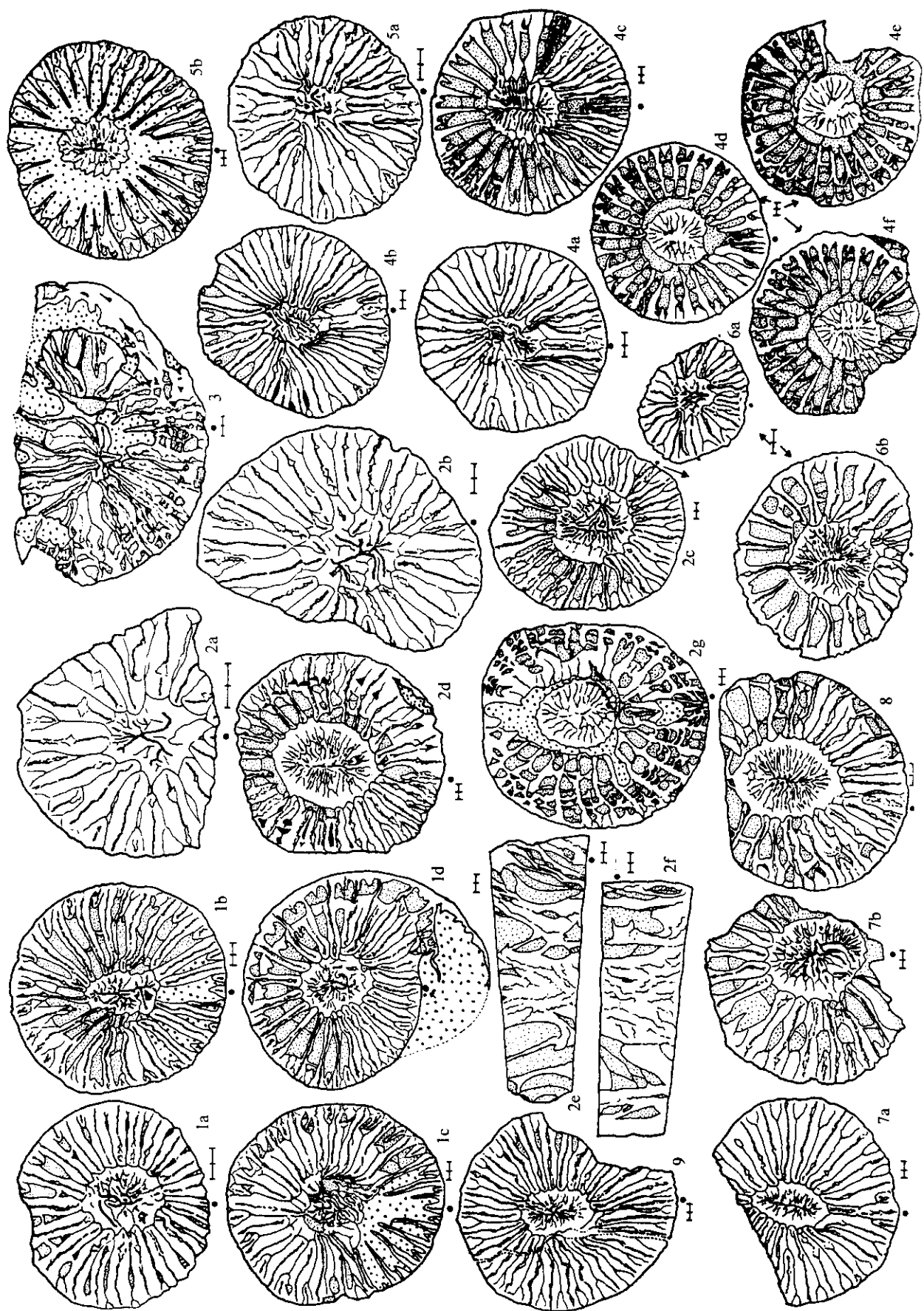
En todos los ejemplares comentados la columnilla es una lámina K estrecha, aunque la de algunos ejemplares (por ejemplo 10-9, fig. 53-9) de mayor tamaño, adquiere en el cáliz un grosor mucho mayor por lobulación periférica, que recuerda a la columnilla del grupo 1a. La diferencia principal con 2a consiste en que la columnilla está mejor definida y existe posibilidad de disepimientos transeptales en algunos casos.

Otros) Los ejemplares **SSE/10?-76** (fig. 53-8), **SSE/10-21** (fig. 54-1) y **SC/3-31** (fig. 57-4), cada uno con sus particularidades, pueden ser considerados elementos intermedios entre ambas, aunque quizás con mayores afinidades con *R. densa* por lo que son incluidos aquí.

El ejemplar 10-21 es típico de este grupo en todos los rasgos menos en la evolución de la columnilla axial. Dicha columnilla es compleja y sufre una evolución en la que se produce una reducción y posterior recuperación.

Algo similar sucede con SC/3-31 respecto a los ejemplares de *R. densa* de Sierra Cabrera. El ejemplar tiene mayor tamaño, una columnilla axial que acaba siendo compleja (irregular y porosa) y aparición de disepimientos interseptales en el lado adelgazado del cáliz (2-4 filas irregulares) y una fila transeptal en el lado engrosado, para caracteres microestructurales similares.

Figura 54.- Morfología interna y variabilidad en *Rylstonia* cf. *benecompecta* (forma fibrosa), Sierra de la Estrella.-
 1a-d - SSE/10-21. Secciones seriadas. 2a-g.- SSE/13-1. Secciones seriadas más dos secciones longitudinales (2e,f). 3.- SSE/10-74. Sección transversal. 4a-e.- SSE/10-10. Secciones seriadas. 5a-b.- SSE/10-72. Secciones seriadas. 6a-b.- SSE/10-52. Secciones seriadas. 7a-b.-SSE/10-20. Secciones seriadas. 8.- SSE/10-15. Sección transversal.
 Las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.



El ejemplar 10?-76, intensamente estudiado (7 secciones, 3 de ellas LU), es peculiar por las siguientes razones: El diámetro máximo alcanzado es excesivo para el conjunto (20mm). El ejemplar acaba desarrollando una columnilla axial compleja, pero que aparece muy tardíamente. Por último, se observa una gran longitud de los septos menores, que acaban siendo contraclinados (tanto columnilla como menores contratingentes aparecen claramente sólo por encima de los 13mm de sección, hasta entonces el ejemplar podría ser incluido en *R. densa* sin mayores problemas).

Un desarrollo mayor de los Sm, ha sido descrito, aunque como anomalía, para algún ejemplar de *R. laxocolumnata* y *R. sguilmensis* por SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974a). A pesar de todo en tales casos no se alcanza el mismo desarrollo que en 10?-76.

10?-76 proviene de una facies diferente a la de los demás ejemplares de la Sierra de la Estrella, un grainstone bioclástico, y muestra alguna estructura que indica que está más o menos acumulado (posee una sección deformada singenéticamente por adaptación al fondo, en la zona inferior). El ambiente diferente podría ser el causante de esta variedad (aunque no sabríamos decir cómo). Para corroborarlo habríamos de encontrar más ejemplares en dicha facies, que de momento está deslocalizada, solamente representada por esta muestra.

Interpretamos este ejemplar como un "gigante" de la forma 2, en el que los septos menores siguen creciendo a la par que el tamaño de la sección (ver esquema microestructural en la fig. 56-5). La columnilla compleja aparece tardíamente, hecho que sucede en otros ejemplares, como SSE/18-111 de la siguiente forma, con un desarrollo equilibrado y denso hasta muy arriba en el cáliz, que bruscamente se abre dando paso a la formación rápida de una columnilla compleja con varios finales septales separados al azar.

Aunque en general la columnilla, o al menos la lámina o láminas septales de su núcleo, suelen estar ya presentes alrededor de los 5mm, la aparición de ejemplares como este 10?-76 o algunos de 2a e incluso de 1b, que no segregan su columnilla hasta casi la base calicular, parece indicar que dicha aparición también está sujeta a variabilidad.

Dicha variabilidad expresaría, más bien, un proceso o tipo de crecimiento, que un carácter taxonómico importante, aunque en una población homogénea su regularidad pueda dar otra sensación (el momento de la independización de la columnilla ha sido utilizado como rasgo importante por SEMENOFF TIAN-CHANSKY para *R. sguilmensis*)¹.

*D-2-3-3) Forma 3^a: *Rylstonia* cf. *benecompecta* HUDSON & PLATT, 1927 (variedad fibrosa)

-*Sinonimia*: incluimos en este grupo el ejemplar del Viseense superior de Chebket Djihani en el Sahara Occidental, clasificado como *R. cf. benecompecta* por SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974, pg. 260).

En nuestra opinión la verdadera independización de la columnilla tiene lugar cuando se produce el cambio de una estructuración esquelética cerrada y masiva, a una estructuración abierta, que en nuestros ejemplares suele indicar la cercanía calicular. Es entonces cuando la citada apertura, permite un verdadero desarrollo centrifugo de esta estructura. A partir de dicho momento la zona periférica de la columnilla comienza a desarrollarse con la consiguiente formación de lóbulos, que a nuestro entender han podido ser confundidos con lamelas septales radiales (principalmente en el análisis de HUDSON & PLATT, 1927 sobre las diferentes tipologías columnares).

Pensamos que en este género, lo normal es que las verdaderas lamelas septales se independicen del resto del septo de manera irregular, sin orden mayor (esta conclusión está basada en nuestro material, más el descrito por SEMENOFF, 1974, que es el mejor figurado) a excepción de algunos ejemplares de columnilla con evolución tardía y singular como SC/3-24.

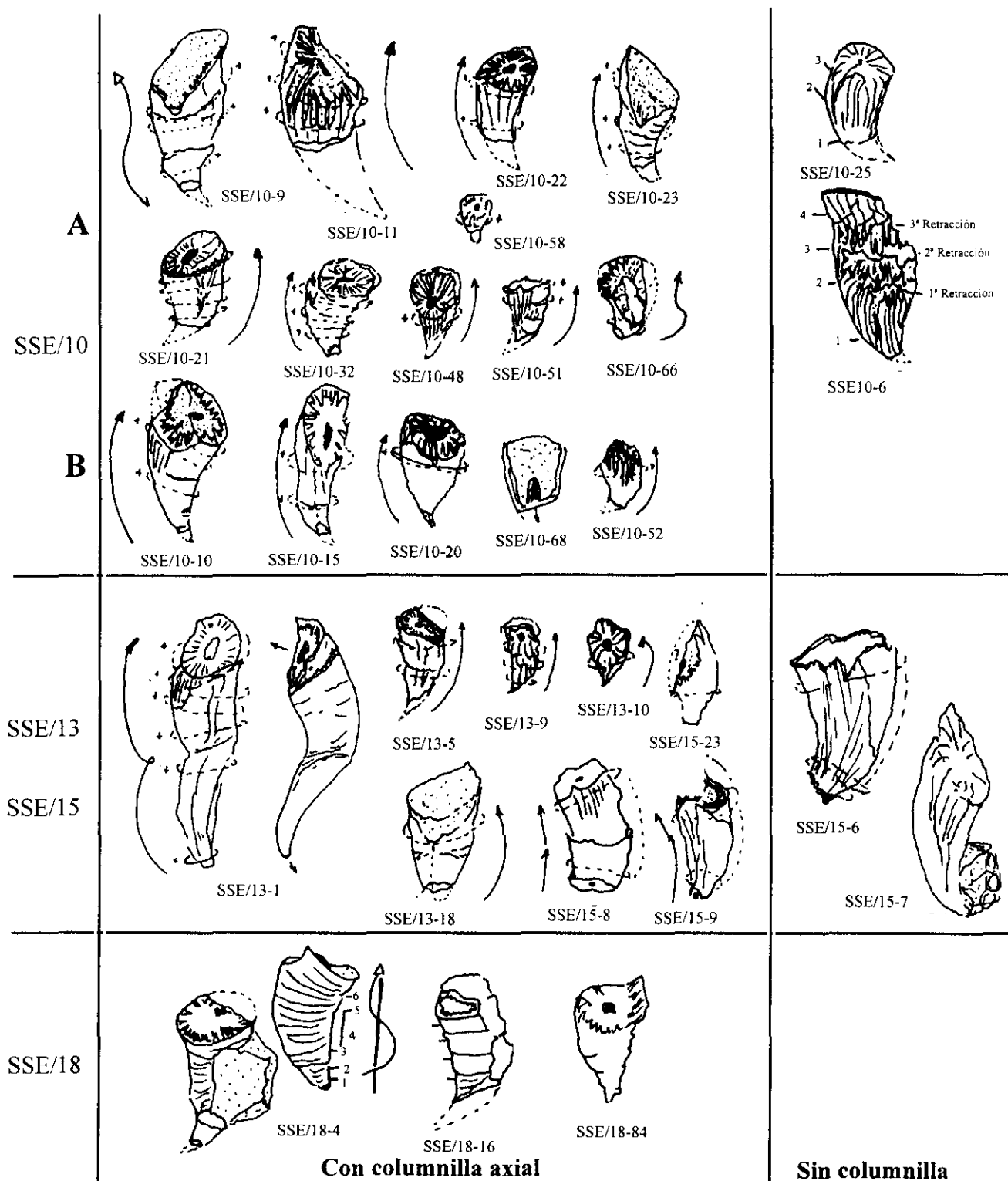


Figura 55: Formas externas de los ejemplares de *Rylstonia* de la Sierra de la Estrella.

- *Comentario:* Los ejemplares de esta especie provienen todos de La Sierra de La Estrella, y aunque entran morfológicamente en la variabilidad de *R. benecompecta* tienen microestructura fibrosa. Esta situación es similar a la descrita por el autor francés para su ejemplar fibroso del Viseense superior. Nuestro material es más abundante y así hemos podido realizar un estudio adecuado de esta tipología, de modo que en principio podríamos haber definido con ella una especie nueva. Sin embargo, dada la variabilidad microestructural que hemos observado en todo nuestro conjunto de "Rylstonias", pensamos que primeramente habría que revisar microestructuralmente la colección tipo de la especie Inglesa para corroborar que la descripción de WANG (1950) es realmente representativa de toda la especie.

- *Material.* -

Incluimos en este grupo los ejemplares, todos de SSE, 10-15, 48, 72 (LU), 74, 68, 52, 20, 65, 10 (LU), 13-1, 9, 10, 18, 14-5, 15-8 (LU), 9, 18-4 (LU), 16, 84 y 111 (LU). Ver figs. 53 y 58.

- *Descripciones. Caracteres homogéneos.* -

-Columnilla grande, compleja y compacta.

-Densidad septal algo más baja que en los grupos anteriores.

-Estereoplasma que evoluciona en la ontogenia de totalmente fibroso a tridente en el cáliz. La organización textural de estos estereoplasmas suelen estar condicionada por el relieve mesoplásmico, que se abre gradualmente en la ontogenia y es microfibroso y aserrado (fig. 56-6).

-La crenulación alcanza gran desarrollo (fig. 56-1 y 2).

-Los tridentes son más abundantes en las bases de los septos mayores, ligeramente engrosadas (ver descripción de SSE/18-4, apéndice microestructural, fig. 60).

-*Descripciones. Caracteres variables.* -

-Evolución microestructural:

Aunque todos los ejemplares considerados adultos (todos ellos menos 10-48 y 14-5) poseen crenulación y amplia apertura aserrada de las LMN en el cáliz (principalmente en la columnilla y las zonas marginales), no todos desarrollan este proceso con la misma intensidad.

Figura 56.- Microestructura en *Rylstonia*.-

1.- Dibujo mostrando las relaciones meso-estereoplasma y la crenulación en el cáliz del ejemplar SSE/18-111 (*Rylstonia* cf. *benecompecta* forma fibrosa). Escala 0,5 mm.

2.- Esquema similar para el mismo proceso, aunque más avanzado, en el ejemplar SSE/10-10 (*Rylstonia* cf. *benecompecta* forma fibrosa). Obsérvese el mayor desarrollo de procesos carenales. Escala 0,5 mm.

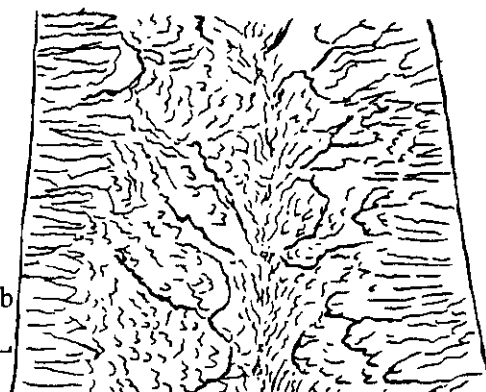
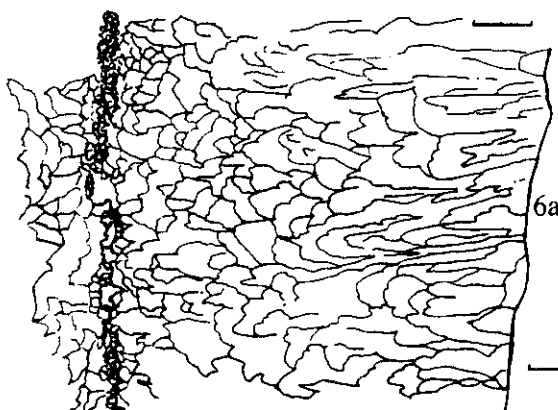
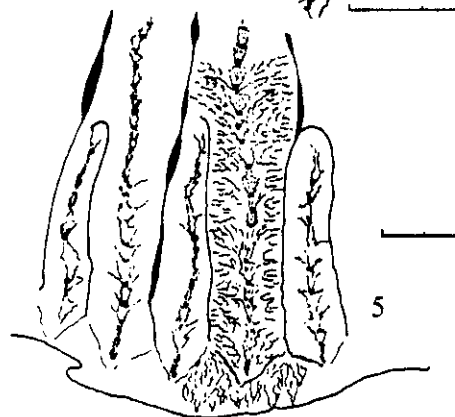
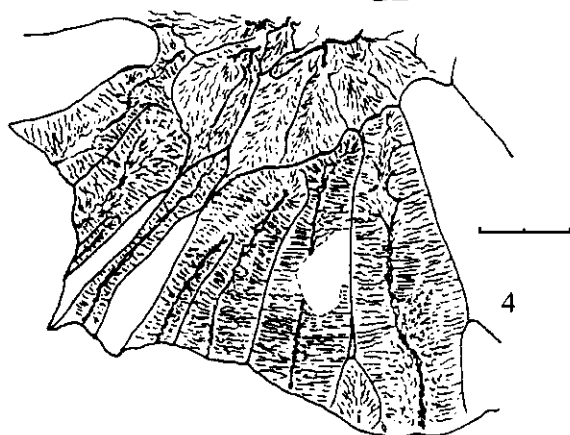
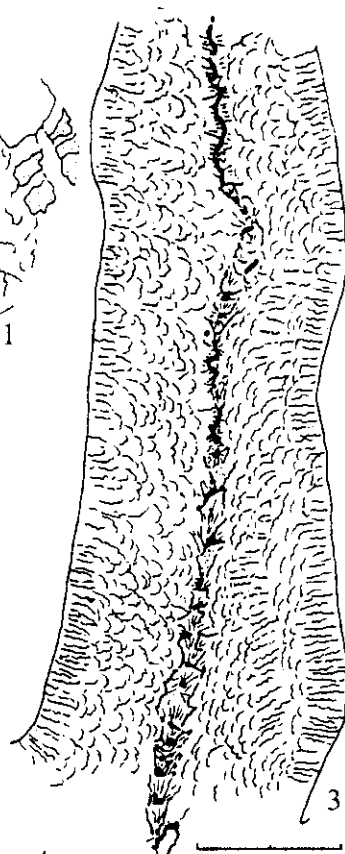
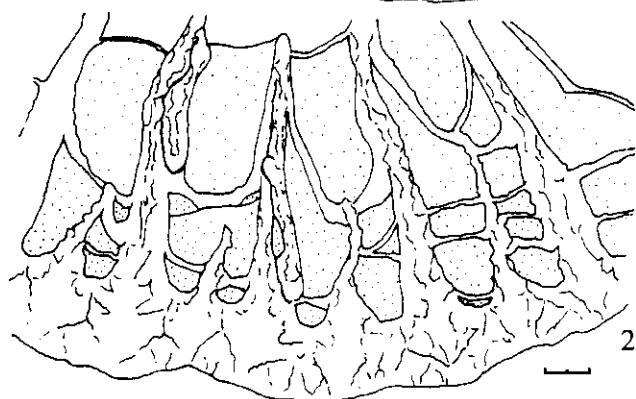
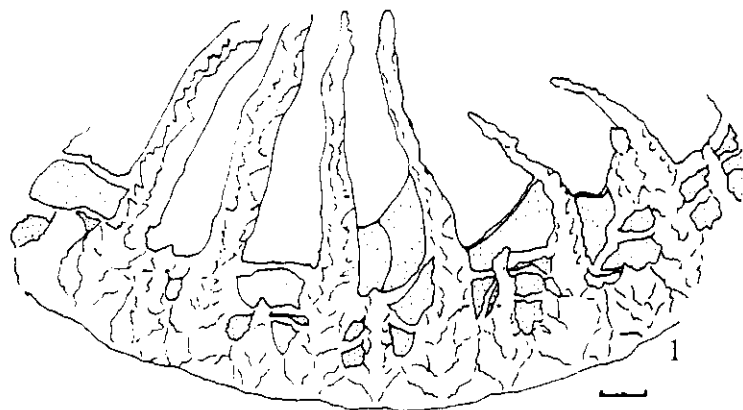
3.- Dibujo de un septo con LMN entrecortada y estereoplasma de tipo tridente en falso diedro (ejemplar SC/3-22, *Rylstonia densa*). Escala 0,5 mm.

4.- Septos completamente fibrosos de SSE/10-72 (*Rylstonia* cf. *benecompecta* forma fibrosa). Escala 0,5 mm.

5.- Septos con LMN entrecortadas y estereoplasma tridente en falso diedro (ejemplar SSE/10?-76). Obsérvese la gran longitud que alcanzan los septos menores. Escala 0,5 mm.

6a.- Detalle microestructural del desarrollo tridente en una zona septal de mesoplasma cerrado del ejemplar SSE/18-111 (*Rylstonia* cf. *benecompecta* forma fibrosa). Escala 50 micras.

6b.- Detalle microestructural más general del mismo ejemplar anterior, pero esta vez correspondiente a una zona de mesoplasma abierto. Obsérvese la organización fascicular condicionada por el relieve aserrado del mesoplasma (ver fig. 1). Escala 100 micras.



Dicha máxima intensidad se refleja, como vimos al describir microestructuralmente a SSE/18-4, en los bordes externos de las estructuras, que aparecen irregularmente arrugados y asociados a elementos carenales dispersos. La aparición de estas estructuras es relativamente independiente del desarrollo de disepimentarios amplios y de una gran cantidad de tábulas periaxiales (ver fig. 54-6, 7 y 8).

-Disepimentario:

El orden de máximo desarrollo es el que sigue: 13-1(3-6 filas), 10-10, 15-8, 10-74, 18-111, 18-4, 15-9, 18-16(0-3 filas) y 10-72 o 13-9 que tienen una sola fila. El resto de los ejemplares no llegan a desarrollar disepimentos (10-48 juvenil?, 10-15, 10-68, 10-52, 10-20, 10-65? sin cáliz, 13-10, 13-18, 14-5 y 18-84).

13-1 y 15-9 son los únicos ejemplares cilíndricos y ambos con disepimentos. El resto son formas ceratoide-trocoides, más bien cortas, alguna de ellas con un desarrollo disepimental mayor o igual (por ejemplo 10-10).

Según nuestros datos y los de la bibliografía (ver los citados trabajos de HUDSON & PLATT, 1927 ó SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1974a), el desarrollo cilíndrico y la aparición de disepimentos parece estar correlacionada (aunque algunas formas no cilíndricas puedan desarrollar también un amplio disepimentario).

Por otro lado observando la tabla de variabilidad no parece haber correlación clara entre diámetro creciente y adquisición de disepimentos. Ejemplares con tamaño idéntico como pueden ser 10-10, 18-4, 13-18 ó 18-84 unos con y otros sin disepimentos, así como ejemplares estrechos con disepimentos como 15-9 parecen apoyar esta idea.

A pesar de ello también es cierto que los ejemplares muy pequeños, como 10-15 o 10-52, que no parecen ser formas juveniles a juzgar por el estado de evolución de la microestructura en el cáliz, nunca presentan disepimentos.

-Tabulario:

Respecto a grupos anteriores, este grupo puede alcanzar un mayor desarrollo del mismo, sobre todo en lo que se refiere a las tábulas periaxiales, que son típicamente abombadas en aquellos ejemplares en los que están bien desarrolladas. Al igual que en el caso del disepimentario, parece haber una correlación entre tabulario bien desarrollado y forma externa cilíndrica o al menos erecta, en el sentido de que no es tanto el tamaño de la sección como el tipo de crecimiento los que controlan la variabilidad.

Resumiendo las observaciones podemos proponer la siguiente hipótesis que explicaría la variabilidad observada:

Tanto disepimentario como tabulario son estructuraciones del exoesqueleto que permiten ganar más espacio para una misma cantidad de carbonato segregado, que estructuraciones más compactas (por ejemplo una septoteca o una epiteca gruesa, en lugar de un disepimentario).

Figura 57.- Morfología interna en *Rylstonia*, ejemplares de Sierra Cabrera.-

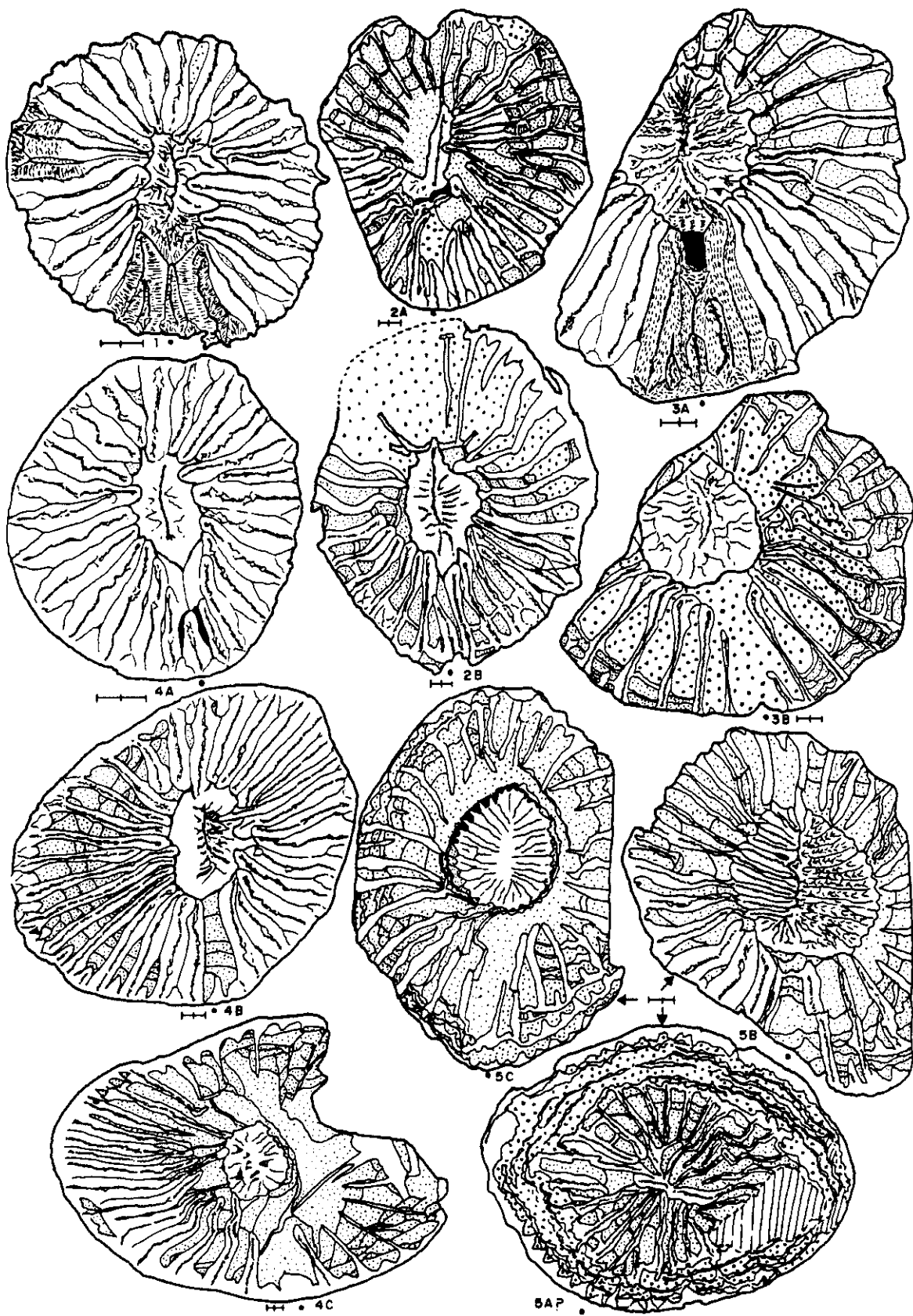
1.- SC/3-20 (*Rylstonia densa*, ejemplar fibroso).

2a-b.- SC/3-33 (*Rylstonia benecompecta*, forma lamelar).

3a-b.- SC/3-12 (*R. benecompecta*, var. lamelar), obsérvese el tejido lamelar dispuesto ortogonalmente.

4a-c.- SC/3-31 (forma intermedia, incluida en *R. densa*), obsérvese el repentino y extenso desarrollo de finos disepimentos en el corte calicular (4c).

5a-c.- SC/3-24 (*R. benecompecta*, var. lamelar), obsérvese el desarrollo patológico, tanto de la columnilla como del disepimentario.



Un taxón de CRSSD que tenga la posibilidad de desarrollar o no desarrollar, a partir de un momento dado de su ontogenia, un tabulario más o menos completo y/o un disepimentario, lo desarrollará o no lo desarrollará, cuando una presión medioambiental determinada en cierto modo lo haga más conveniente.

Así, el hecho de que disepimentos y tábulas estén poco desarrolladas o no aparezcan, no implica que el individuo sea menos maduro, si no más bien que ha desarrollado un crecimiento distinto, no necesariamente más o menos evolucionado.² Un tipo u otro de morfología, debe estar en función del ambiente particular de crecimiento.

*D-2-4) Discusión. Estatus taxonómico de las formas descritas. -

*D-2-4-1) Nivel específico. -

Hemos intentado dejar patente a lo largo de la descripción de la variabilidad, que los tres grupos distinguidos están relacionados mediante formas intermedias. Esto hace que pensemos que la estructura específica propuesta para nuestros ejemplares, seguramente cambie cuando se reestudien las colecciones originales de las especies inglesas relacionadas.

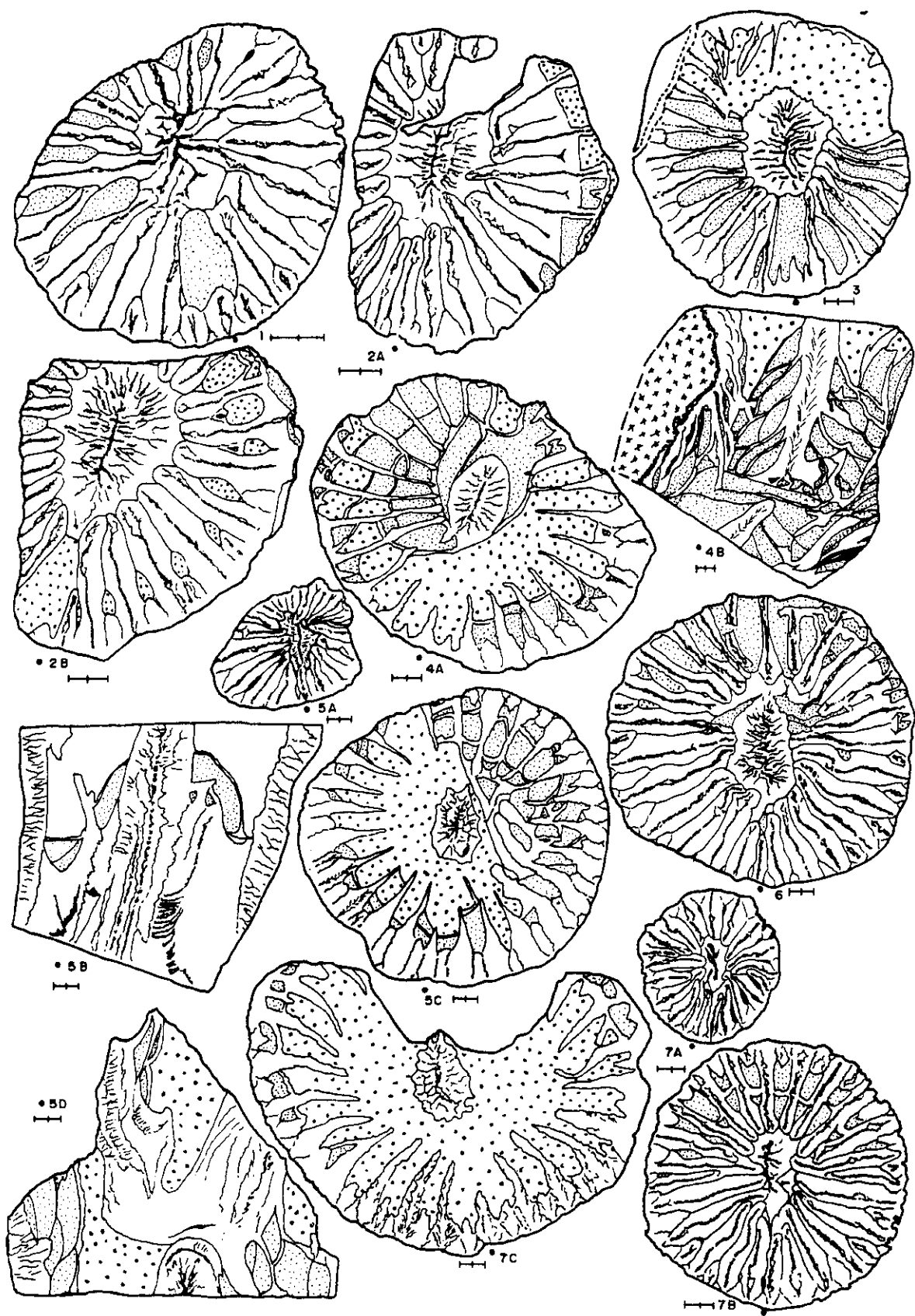
En cualquier caso es notable, como rasgo general del grupo, que la evolución morfológica o estructural observada en los ejemplares de la colección, comparada con la evolución estructural de especies más jóvenes (desde *R. sguilmensis* hasta *R. fallax*), es menor. Por el contrario sí parece existir una tendencia hacia un cambio microestructural (formas más fibrosas). Esto podría significar que el grado de evolución estructural (mayor desarrollo de disepimentario y tabulario) quizás no tenga un significado estrictamente estratigráfico como suponía HUDSON (1943a, pg. 140), si no más bien ambiental.

R. benecompecta (var. lamelar), aparece principalmente en los Santos, pero en ambientes diferentes (tramos 3 y 6), así como en el Couce y en La Sierra de la Estrella (aunque en estos últimos es una tipología muy escasa). Tiene tendencias morfológicas parecidas a *R. cf. benecompecta* (var. fibrosa), pero se diferencia claramente de la misma, por la microestructura de meso y estereoplasma. Las variables de la 1ª especie coinciden con las de parte de la especie *R. benecompecta* y por tanto es incluida en la misma, aunque anotando el escaso desarrollo estructural, quizás por la no aparición de morfologías cilíndricas representadas en el total de la especie por *R. benecompecta* var. *dentata* HUDSON & PLATT, 1927.

R. cf. benecompecta (var. fibrosa). Esta forma es exclusiva de la Sierra de la Estrella. Sus variables numéricas coinciden también con las de *R. benecompecta*, aunque quedan algo mejor expresadas que en la forma anterior, las tendencias claramente disepimentadas y cilíndricas. En este grupo más numeroso, se registran también tendencias incipientes hacia un morfotipo brevisseptal (ver *R. benecompecta* var. *bevisseptal* en HUDSON, 1942a).

Figura 58.- Morfología interna en *Rylstonia* cf. *benecompecta* var. fibrosa, niveles 13 al 18, Sierra de la Estrella.-
 1.- SSE/13-10. Sección transversal. 2a-b.- SSE/13-9. Secciones transversales. 3.- SSE/14-5. Sección transversal. 4a-b.- SSE/15-8. Secciones transversal y longitudinal. 5a-d.- SSE/15-9. Secciones transversales y longitudinales. 6.- COU2-2. Sección transversal. 7a-c.- SSE/18-84. Secciones seriadas. Las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.

Un método alternativo que proponemos para determinar el estado de madurez al menos en *Rylstonia* es la observación del grado de evolución de la crenulación microestructural, que parece ser menos dependiente de las condiciones medioambientales.



Si los datos microestructurales de la literatura sobre *R. benecompecta* son correctos como idea global para la especie (ver discusión microestructural en el apéndice), tendríamos que aceptar que *R. benecompecta* (var. lamelar), pertenece a la primera, pero que, tanto el ejemplar fibroso descrito por SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974a) como nuestra variedad fibrosa, corresponden a una especie nueva³.

El cf. se debe a que para definirla habría que revisar el material tipo de *Rylstonia benecompecta*. De corroborarse esta hipótesis tendríamos un taxón nuevo con valor estratigráfico (revelaría un cambio importante dentro del Viseense superior). Además daría una orientación diferente al concepto y estudio del género.

R. densa sp. nov., parece corresponderse, tanto en Sierra Cabrera como en La Sierra de la Estrella, con la tendencia morfológica representada en otras edades por especies como *R. stirtonensis* o *R. laxocolumnata*.

Aunque la microestructura estereoplásmica es variable, dicha variabilidad es continua, fenómeno que se registra tanto en los Santos como en Guadiato, apareciendo ejemplares algo más lamelares o ejemplares fibrosos, e incluso ejemplares con "capas" alternantes con un caracter y otro. En su lugar sin embargo, la microestructura mesoplásmica es constante.

A pesar de la variabilidad, la microestructura es esencialmente "tridente". Este caracter contrasta con la microestructura netamente lamelar de *R. laxocolumnata*, no habiendo sido descrito este dato en *R. stirtonensis*, la especie más cercana a la nuestra.

A pesar de que la similitud morfológica es mayor con la especie inglesa del Viseense inferior, esta similitud no es total (diferencias en la densidad septal, en el desarrollo menor de la columnilla y en el hecho de que en nuestro grupo aparecen de vez en cuando algunos disepimientos), por tanto parece justificado, dada además la diferencia estratigráfica con la misma, el definir una especie nueva con nuestros ejemplares. Esta especie nueva está definida basándonos en criterios morfológicos clásicos. Sin embargo, dada la relación con *Rylstonia* cf. *benecompecta* de nuestros propios afloramientos⁴, en realidad mayor o igual que la que puede establecerse con *R. stirtonensis*, pensamos que quizás estos criterios de distinción específica en el género, pueden juzgarse como poco apropiados.

***D-2-4-2) Nivel familiar y genérico. Discusión microestructural .-**

Uno de los rasgos que define mejor al conjunto de ejemplares que hemos descrito en la parte central del capítulo, es la microestructura.

El carácter mixto de sus elementos básicos, que hemos venido denominando "tridentes", a pesar de mostrar una amplia variabilidad, desde elementos lamelares puros en LP2/10-38 a elementos fibrosos puros en SSE/18-4 (ver apéndice microestructural), pasando por todas las variantes intermedias e incluso disposiciones de lamelas-tridente en falso diedro, en todo momento mantiene la identidad de pertenecer a una tendencia general y a un modelo construccional semejante.

El ejemplar del Viseense superior de Royseux en el sinclinorio de Dinant, Bélgica, descrito y clasificado por Poty (1981, pg. 19) como *Sinophyllum?* sp., a pesar de ser también fibroso es morfológicamente algo distinto (más cercano a *Lophophyllidium* pero con una fila de disepimientos) a nuestro grupo, por lo que de momento no es incluido.

En nuestro caso, la relación de *R. densa* con *R. cf. benecompecta*, es muy evidente en la zona engrosada del coral. Las diferencias comienzan en la zona precalcicular, a excepción del núcleo de la columnilla que ya es complejo en dicha zona en la segunda especie, siendo simple o inexistente en la primera. Esta relación queda también de manifiesto por la existencia de formas intermedias o al menos ambiguas como SSE/10-21, 10?-76 o SC/3-31.

La comparación con datos microestructurales dados con anterioridad en la literatura, presenta ciertamente bastantes diferencias entre ambos.

La 1ª cita en la que se describe microestructuralmente *Rylstonia*, corresponde a WANG (1950). Este autor dibuja un ejemplar proveniente de la colección tipo, el paratipo siglado como BM R25566, que había sido figurado por HUDSON & PLATT (1927, lam.1, fig.2b). Este material es comparado con la microestructura típica de un axofilido.

Esta cercanía no es del todo descartada por SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974a, pgs. 251-252). De hecho las dos especies nuevas descritas por él en este trabajo (*R. sguilmensis*, Viseense inferior y *R. laxocolumnata*, del Tournaisiense superior) podrían coincidir con dicha asignación axofilida pues ambas son taxones lamelares (si bien con claras diferencias como el mismo SEMENOFF señala).

Por otro lado este autor describe un ejemplar de *Rylstonia* del Viseense superior, que a diferencia de las especies citadas, posee microestructura fibrosa. Tener un solo ejemplar y no haber podido realizar ninguna lámina ultrafina del mismo, hace que SEMENOFF no saque conclusiones demasiado definidas, limitándose a incluirlo en la especie *R. benecompecta* pero con un cf., que hace mención a la diferencia microestructural observada.

El autor francés parece más partidario de incluir el género en Aulophyllidae que en Axophyllidae, principalmente por los caracteres del tabulario, con típicas tábulas periaxiales abombadas, pero en cierto modo los datos microestructurales no le permiten claramente esta conclusión, dejando el género como *Rugosa Incertae sedis*.

La cuestión microestructural debería resolverse con un estudio de lámina ultrafina más exhaustivo en las colecciones del material tipo de *Rylstonia benecompecta* pues, como hemos visto en éste y en todos los demás grupos estudiados, los caracteres microestructurales están sujetos a variabilidad como cualquier otro tipo de rasgos, así como a variaciones ontogénicas notables, y todo ello podría cambiar ciertamente la escueta descripción dada por WANG (1950).

De momento en esta tesis aportamos el primer estudio microestructural exhaustivo de ejemplares claramente asignables a *Rylstonia*. Los datos presentados dan una visión netamente diferente de la concepción hasta ahora considerada:

En nuestro material de edad Viseense superior, las microestructuras son considerablemente diferentes a las descritas en edades inferiores. Este hecho no va acompañado de un mayor estado de evolución en los rasgos de 4º orden (es decir morfológicos), como pudieran ser la estructura de la columnilla, el disepimentario u otros rasgos similares.

Es más, podríamos decir que el conjunto estudiado en esta tesis es menos diferenciado morfológicamente (visto en conjunto) que especies mucho más antiguas como *R. sguilmensis*, *R. fallax* o incluso el conjunto de *R. benecompecta*.

Esta diferencia microestructural coincide con las observaciones de SEMENOFF TIAN-CHANSKY (opp.cit) respecto a su ejemplar del Viseense superior, que él describió como fibroso, pero que por falta de lámina ultrafina no pudo caracterizar mejor.

Los caracteres microestructurales descritos por nosotros, como son principalmente los estereoplasmas de naturaleza mixta (tridente), parecen coincidir con los de la especie del género *Koninckophyllum*, *K. complexum* SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1974 (pg.130).

Este género es típicamente aulofilido, y de hecho una relación entre *Rylstonia* y *Koninckophyllum* ya fue citada por HUDSON & ANDERSON (1928) para *Rylstonia* (*Hettonia*) *fallax* respecto a la estructura de la columnilla y el tabulario.

Por otro lado la comparación entre la microestructura de cualquiera de nuestros ejemplares de *Rylstonia*, con láminas ultrafinas realizadas en axofilidos típicos encontrados en nuestros propios afloramientos, tanto en Guadiato como en Los Santos, nos indican que la

organización microestructural es radicalmente distinta (ver fig. 13-E).

En nuestra opinión la principal diferencia entre ambos grupos no está en el desarrollo o no de un estereoplasma lamelar, si no más bien en el relieve mesoplasmático. Este carácter es en axoflidos muy peculiar, de modo que los bordes redondeados del mesoplasma crean un fuerte relieve ondulado que forma bolsadas. Las mismas son rellenadas por lamelas que se adaptan a dicho relieve (para ilustrar esta característica se puede consultar cualquiera de las figuras de cualquiera de las especies descritas por SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1974a, o nuestra fig. 13-E)

Las formas lamelares de *Rylstonia* no tienen esos fuertes rebordes redondeados de mesoplasma, como se demuestra en las figuras de *R. sguilmensis*, *R. laxocolumnata* e incluso en el dibujo realizado por WANG (opp. cit) del paratipo de *R. benecompecta*. Esta observación también coincide con las nuestras respecto a los pocos ejemplares lamelares encontrados (LP2/10-38 ó SSE/10-32).

Todo lo dicho parece indicar que claramente el género está lejos de pertenecer a Axophyllidae.

Su pertenencia microestructural a Aulophyllidae pasaría primero por la correcta definición microestructural de dicha familia, que al menos en lo que respecta a este tipo de datos no parece ser en absoluto homogénea (consultar SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1974).

Así, de momento, adoptamos la misma actitud que este autor, dejando el género sin asignación familiar, no sin antes indicar la relación que tiene por un lado con parte del género *Koninckophyllum* (*K. complexum*) y por otro lado la relación con el género nuevo presentado en esta tesis, *Convexiphyllum*.

Parte del mismo (*C. neogriffithi* EASTON, 1975) ha sido relacionado con la familia Zaphrentoididae, en principio también relacionada o cercana a Hapsiphyllidae (para una mayor información sobre esta relación leer la discusión en *Convexiphyllum* gen. nov. y también en *Cania* gen. nov.)

***D-3) Ejemplares sin columnilla**

***D-3-1) Introducción.**

Dentro del grupo microestructural definido bajo el género *Rylstonia* en nuestros afloramientos, existe un subgrupo caracterizado por no desarrollar una verdadera columnilla axial en ningún momento de la ontogenia. Esta diferencia, si analizamos los casos comparándolos con los demás ejemplares de *Rylstonia*, no parece ser muy grande, máxime si tenemos en cuenta la variabilidad de esta estructura en los grupos analizados con anterioridad.

Sabemos que proponer una especie por la ausencia de un rasgo que es diagnóstico para el género de la misma (ausencia de columnilla axial), resulta cuando menos chocante. Dada la imposibilidad de comparar nuestras observaciones con las realizables en colecciones originales completas, es más nuestro afán resaltar que las observaciones microestructurales están destinadas a cambiar algo las definiciones originales de los taxones y que las revisiones de tales colecciones son totalmente necesarias para poder avanzar en la comprensión de estos grupos fósiles.

***D-3-2) *Rylstonia? ambigua* sp. nov.**

-Derivatio nomini: El nombre específico hace referencia a la ambigüedad que provoca la indefinición de su zona axial.

-Holotipo: el holotipo elegido es el ejemplar SSE/15-7, que constituye el ejemplar sobre el que hemos realizado un estudio más completo y que tiene caracteres intermedios, comunes a todos los ejemplares del grupo.

-Diagnosis: "Corales de forma externa variable, caliz de profundidad media y lado cardinal situado en la zona convexa. El septo cardinal está acortado desde fases muy tempranas. Zona axial ocupada de forma discontinua por distintos finales septales. Septo antípoda conspicuo. Posibilidad de desarrollar disepimientos en la parte alta del cáliz. Tábulas axiales abombadas. Estereoplasma de tipología mixta (tridente). Mesoplasma variable. Crenulación ampliamente desarrollada en los marginarios más abiertos".

***D-3-2-1) Material.**

En este grupo incluimos ocho ejemplares. En la cuenca de los Santos de Maimona ha aparecido un ejemplar **SC/3-28**, los siete restantes provienen de la Sierra de la Estrella y son: **SSE/10-6**, 25, 14-6, **14"-16**, **19**, **15-6** y 7 (en negrita los ejemplares con LU). Un noveno ejemplar, SSE/9-1, es de asignación dudosa, pero se mantiene en este grupo por su afinidad morfológica con el mismo.

***D-3-2-2) Morfología.**

Al igual que pasaba con las "rylstonias" en sentido estricto, descritas en SSE, los ejemplares de este apartado pueden ser también divididos en dos grupos, en cierto modo similares a las formas 2 y 3 del grupo anterior (alguna forma externa en la fig. 55).

***D-3-2-2-1) Forma 1.**

Ejemplares equivalentes a la forma 2 del grupo con columnilla. En este grupo incluimos

SC/3-28, SSE/10-25, 14-6, 14"-16 y 19 y 15-7, holotipo (figs. 59-1, 3, 5, 6, 8 y 4 respectivamente y también lám. XIII-2 a 4).

Todos ellos muestran un estereoplasma típicamente tridente y la evolución de las LMN es similar a la de la forma 2. A su vez la posibilidad de disepimentos es escasa o nula.

En todos ellos, sin embargo, el septo cardinal está retirado y se acorta muy tempranamente (más incluso que en el caso de *Rylstonia*). SC/3-28, 10-25 y 15-7 que son los que alcanzan un mayor tamaño, desarrollan una fila de disepimentos más o menos discontinua en el cáliz y la crenulación a esa altura es incipiente. El resto de los ejemplares son algo más pequeños y no desarrollan marginario.

La densidad septal es alta, entre 27 y 30 SM para un diámetro de 11-12 mm.

La zona axial siempre está ocupada por finales septales que la cruzan irregularmente, aunque en ningún caso llega a producirse la ruptura de sus finales para formar una columnilla. El septo K algo más largo que el resto, es el que resulta más notable de todos los que alcanzan la zona de eje. En el ejemplar 14"-19 el K es ropaloide y más ancho; es el caso en el que dicho septo alcanza un mayor desarrollo.

Las tábulas son en general escasas e incompletas, a excepción del ejemplar 15-7, en cuyas secciones longitudinales observamos perfectamente el desarrollo de elementos abombados similares a los descritos en el grupo con columnilla.

*D-3-2-2-2) Forma 2.-

Ejemplares más parecidos a la forma 3 del grupo con columnilla. Tanto SSE/10-6 como 15-6 (fig. 59-7 y 2 respectivamente) son ejemplares que alcanzan un estado de evolución microestructural claramente mayor al del grupo anterior.

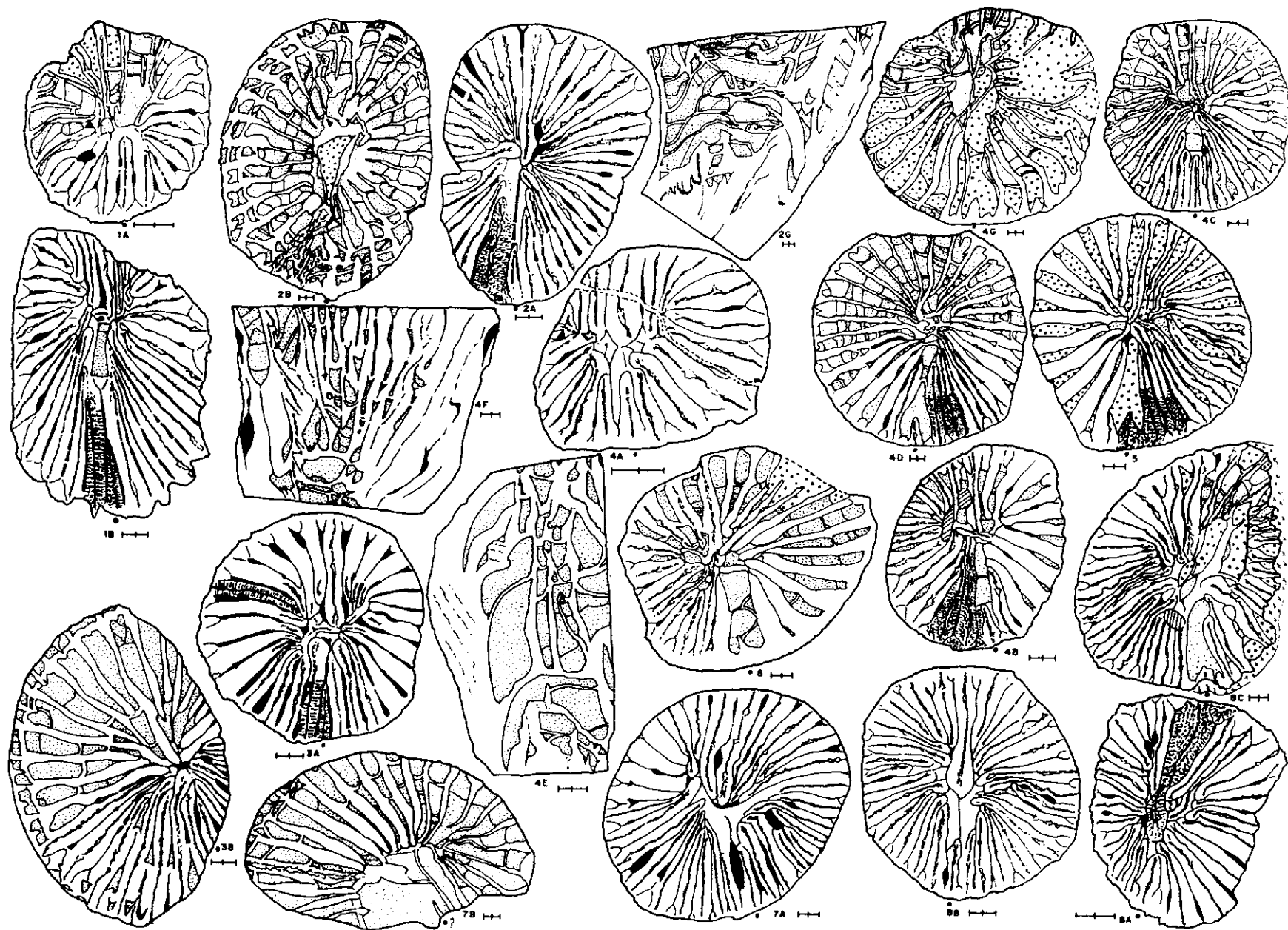
El ejemplar 15-6, que alcanza un diámetro considerable (19mm), es idéntico en los cortes caliculares a cualquiera de los ejemplares más desarrollados de la forma 3, con la excepción de la no formación de una columnilla (lám. XIII-5a). En su marginario, total y típicamente crenulado, se desarrollan 4-5 filas de disepimentos muy verticales. Aparecen incluso elementos carenales similares a los observados en SSE/18-4. En lugar de una columnilla axial tenemos una zona de estructura indefinible formada por el borde de la fósula cardinal y los finales septales (sería un hueco axial irregular). Las secciones longitudinales nos muestran con claridad la morfología de las tábulas con elementos abombados y otros horizontales que atraviesan la zona axial (lám. XIII-5b).

10-6 (fig. 59-7) es un ejemplar de tamaño medio, menor que 15-6, que sufre tres fases de reorganización similares a las dediferenciaciones (ver esquema de la forma externa en la fig. 55). A resultas de esto su morfología es algo irregular, aunque en cortes sucesivos se observa a la perfección cómo va evolucionando la microestructura del marginario, con la apertura franca de las LMN en LMC vermiculares primero y aserradas después, y el desarrollo de varias filas de disepimentos interseptales.

En ambos casos la densidad septal es similar a la del grupo anterior, si cabe algo más baja (principalmente el ejemplar 15-6, con solo 30 SM para su diámetro máximo).

Figura 59.- Morfología interna en *Rylstonia? ambigua* (formas del plexo de *Rylstonia* sin desarrollo de columnilla).-

1a-b.- SC/3-28. Secciones transversales. 2a-c.- SSE/15-6. Secciones transversales y longitudinal (2b). 3a-b.- SSE/10-25. Secciones transversales. 4a-g.- SSE/15-7. Holotipo, secciones seriadas y longitudinal (4e). 5.- SSE/14-6. Sección transversal. 6.- SSE/14"-6. Sección transversal. 7a-b.- SSE/10-6. Secciones transversales. 8a-c.- SSE/14"-19. Secciones transversales. Divisiones de la escala = 0.5 mm.



Además de todos los ejemplares incluidos en este apartado, existe uno más, SSE/9-1, que posee un desarrollo similar, con un septo cardinal retirado tempranamente y otros rasgos morfológicos comparables. Este ejemplar sin embargo desarrolla una microestructura claramente lamelar ortogonal con LMN hasta el cáliz (más cercana al grupo 2^a), excepto algunas zonas de recubrimiento fosular que adquieren disposición en falso diedro y una naturaleza lamelar-tridente.

Este ejemplar constituye uno de los muchos casos de tipología aislada que es realmente difícil incluir en cualquier grupo mayor. SSE/9-1 es relacionado con el presente grupo de forma provisional, dada la semejanza de su patrón morfológico, hasta que se pueda solucionar con otros argumentos un poco mejor su situación.

*D-3-3) Discusión -

Como se puede deducir de la descripción, resulta sencillo establecer una relación entre las formas 1 y 2 de *R. ? ambigua* y las formas 2 y 3 de *Rylstonia*. Cabría incluso la posibilidad de que estos ejemplares formaran parte de la variabilidad de dichos grupos.

Sin embargo la ausencia de formas intermedias con al menos columnillas intermitentes, similares a las descritas en especies como *Rylstonia laxocolumnata*, así como las diferencias en las secciones juveniles, nos hace inclinarnos más por la opción de considerar estos ejemplares como una especie nueva, una línea en cierto modo paralela a las formas columnadas.

La denominación genérica ha sido incluida con interrogación pues la relación con el género *Caninia*, género con disepimentos pero sin columnilla, ha de ser dilucidada en comparación con material tipo del mismo, así como con material de la especie *Caninia matea* SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1974.

El parecido con la misma es morfológico siendo notable la descripción de tábulas algo abombadas en *C. matea*, a pesar de que la sección longitudinal incluida en el trabajo de SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974a, Lámina 45) sea muy distinta a las nuestras. A nivel microestructural el parecido es menor, ya que la especie Africana tiene un mesoplasma de bordes aserrados y un estereoplasma claramente fibroso.

En cualquier caso una indagación de resultado positivo respecto a la relación entre *R. ? ambigua* y *C. matea* indicaría que, o bien los géneros *Caninia* y *Rylstonia* están directamente relacionados, o bien que *Caninia matea* no pertenece realmente al género *Caninia* si no más bien a *Rylstonia* en un sentido amplio.

Otro grupo de formas cercanas, corresponde a *Euryphyllum hispanicum* DE GROOT, 1963 (pg.45-46 y lám. 4, fig. 9-11) del Carbonífero superior de la Cordillera Cantábrica. Ambos grupos son parecidos principalmente en el tipo de retirada septal y en las características de los septos en la región axial. La microestructura, a juzgar por las fotografías del citado trabajo, podría ser compatible, sin embargo *E. hispanicum* no parece mostrar ninguna tendencia al desarrollo de disepimentos.

***D-4) Apéndice. Estudio microestructural.-**

***D-4-1) Introducción.-**

Las descripciones que se incluyen en este apartado se basan en el ejemplar SSE/18-4, un ejemplar típico de *R. cf. benecompecta*, con un desarrollo de diseptos moderado. Estas observaciones se compararán con las que realizaremos sobre el ejemplar de la cuenca de Los Santos, LP2/10-38, *R. benecompecta* forma lamelar.

Este estudio es detallado, quizás innecesario en la discusión general, dadas las definiciones ya incluidas en el capítulo de nomenclatura. Sin embargo se mantiene tal y como fue realizado en un principio, pues fue importante para la aclaración de nuestra terminología y metodología descriptiva particular al comienzo de la redacción de esta Tesis.

*** D-4-2) Ejemplar SSE/18-4 (fig. 60-1, 61-5 a 10, lám. XIII-6 y lám. XIV-A hasta I)**

Para el estudio de SSE/18-4 se han realizado las láminas ultrafinas siguientes:

- Sección transversal en la base del cáliz.
- Sección longitudinal alar, incluyendo corte perpendicular al eje de la columnilla y corte tangencial de los septos.
- Sección transversal oblicua, aproximadamente perpendicular a la dirección de desarrollo del mesoplasma.
- Sección longitudinal perpendicular a la parte media de los septos.
- Sección longitudinal marginal, efectuada en la muralla externa del ejemplar, afectando a la misma y a las bases septales.
- 4 secciones transversales en lámina delgada convencional (si bien suficientemente fina para poder extrapolar los datos microestructurales) del ápice y el cáliz del ejemplar.

Las observaciones realizadas en SSE/18-4 nos permiten distinguir cuatro dominios de secreción principales. Tales son, mesoplasma y estereoplasma septal, marginario y columnilla axial.

***D-4-2-1) Mesoplasma.-**

En el eje de los septos y de los elementos radiales de la columnilla, la secreción mesoplásmica se verifica como una fase independiente. La naturaleza de esta fase es granular o fibrosa, su dirección de secreción es principalmente vertical (varía desde los márgenes hasta el eje del coral) y su separación del estereoplasma suele marcarse con contactos netos. Este mesoplasma puede llegar a individualizarse parcialmente en el cáliz.

***4-2-1-1) Observaciones de 1º orden.**

-Gránulos: Conforman el mesoplasma en las LMN de los septos y la columnilla. Sus secciones son iguales en corte transversal y longitudinal.

En la masa de gránulos existen abundantes contactos cristalinos muy netos que interpretamos como los responsables del color oscuro en el conjunto de la lámina media (lám. XIV-C).

Dichos contactos dibujan contornos poligonales de pequeño tamaño, no siempre cerrados, que no tienen porqué corresponder a gránulos individuales, entendiéndose gránulo como unidad de extinción óptica.

Dichas extinciones no presentan un patrón de ordenación observable. Los tamaños registrados varían entre 4 y 10 micras y los contornos son irregulares.

-Fibras de mesoplasma (ver fig. 61-6 ó fig. 13-D e I): En las LMC, la estructuración del tejido es más compleja. Los elementos que forman estas regiones son de desarrollo fibroso.

Los contactos entre zonas con la misma extinción son difusos lo cual se resuelve en lámina convencional con tonalidades más claras y brillantes (aspecto hialino, lám. XIII-6). Los elementos no son de mayores dimensiones que los gránulos de la LMN, a excepción del desarrollo longitudinal más marcado (longitud, hasta 20 micras; anchura, no más de 4 micras). Los contornos de las fibras de mesoplasma además de difusos son algo intrincados, aunque los bordes entre los elementos nunca llegan a ser claramente interpenetrados.

***4-2-1-2) Observaciones de 2º orden.**

Siendo desestructuradas las LMN, sólo cabe describir la texturación de los fascículos formados en las LMC. Cortes perpendiculares a dichos fascículos muestran que la extinción es completa, sin que lleguemos a observar una cruz que nos indicaría un grado de organización interna mayor. Dicha estructura es tipo *jet d'au*, con un ángulo de apertura en general bajo (lám. I-C).

La forma de los fascículos corresponde más o menos a la de un sector esférico con zona apical aguda. Los ápices de estos fascículos parten de forma discontinua de las LMN, que funcionan como centros de nucleación (lám. XIV-A). Dicha forma es variable cuando el fascículo tiene un desarrollo mayor. Esta variación se debe quizás a

desequilibrios en la dirección general del fascículo, que localmente puede perder su verticalidad.

Con nículos paralelos normalmente no se observa en el eje de los fascículos alineaciones de impurezas, típicas en los fascículos de eje de otros taxones que se describen en esta memoria (ver por ejemplo *Cania*).

***4-2-1-3) Observaciones de 3^a y 4^a orden.**

La evolución ontogénica de estas zonas de eje consiste en el paso *discontinuo* de láminas medias negras o cerradas, LMN, que son principalmente granulares, a láminas medias claras o abiertas, LMC, que son principalmente micro-fibrosas, de borde aserrado y que aumentan en número y tamaño hacia el cáliz.

Aunque el corte perpendicular a la dirección principal de crecimiento de una LMC es similar al descrito por SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1984) para el género *Siphonodendron*, en ningún caso diríamos que los fascículos de dicha LMC tienen una organización vertical de tercer orden de tipo trabecular, puesto que los fascículos son únicos, su estructura interna no posee centro de calcificación (a excepción de su ápice) y su desarrollo vertical es claramente intermitente (comparar lám. XIV-F con I).

En corte longitudinal alar se observa que las alineaciones de fascículos tienen una forma cóncava hacia el cáliz, coincidiendo con las líneas de crecimiento (fig. 60-1d). La dirección principal de desarrollo de los mismos varía de prácticamente horizontal en las zonas periféricas (la misma dirección que los fascículos murales), a prácticamente vertical en las zonas axiales. Tales líneas son curvas y se van haciendo más suaves. Esto puede implicar que las velocidades relativas de las partes septales, varían para acomodar una superficie calicular cada vez más somera.

En SSE/18-4 las LMN persisten hasta el cáliz sólo en las bases septales, desapareciendo progresivamente en el resto de los ejes (lám. XIII-6b). La persistencia de las LMN, se verifica de forma variable dentro del conjunto y el hecho de no existir un patrón estricto para la apertura de los ejes, viene a indicar que la misma depende del ritmo de desarrollo vertical, controlado en detalle quizás por factores externos.

***D-4-2-2) *Estereoplasma*.**

Esta fase de secreción es compleja, afectando a todas las zonas del coral cuya dirección de crecimiento es lateral y basal.

El aspecto típico en sección transversal de los microelementos recuerda a un tridente (lám XIV-F e I). Sus apilamientos, recuerdan a su vez, pequeñas hogueras (lám. XIV-G). Podríamos describir (ver capítulo de nomenclatura) esta microestructura como "mixta", entre lamelar y fibrosa, de modo similar quizás a la microestructura de *Koninckophyllum complexum* SEMENOFF, denominada por SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974a, p.129) como pseudo-fibrosa.

***4-2-2-1) Observaciones de 1^a orden.**

Las fibro-lamelas o "tridentes" son de mayores tamaños y de contorno diferente que los elementos micro-fibrosos de mesoplasma. En corte longitudinal a los elementos, observamos que la estructuración de los mismos consiste en fibras de terminación aguda, que permanecen unidas por la base. Dicha base corresponde al contorno de una lamela recurvada. Tales lamelas recurvadas pueden observarse sin desarrollo vertical acusado en las partes internas del estereoplasma de los septos, o en la base de disepimentos, tábulas basales u otras zonas (fig. 61-10).

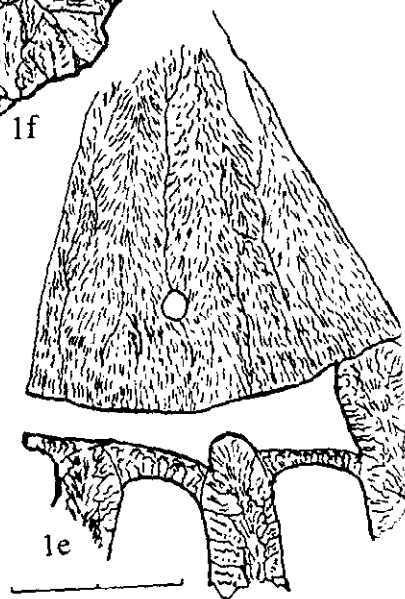
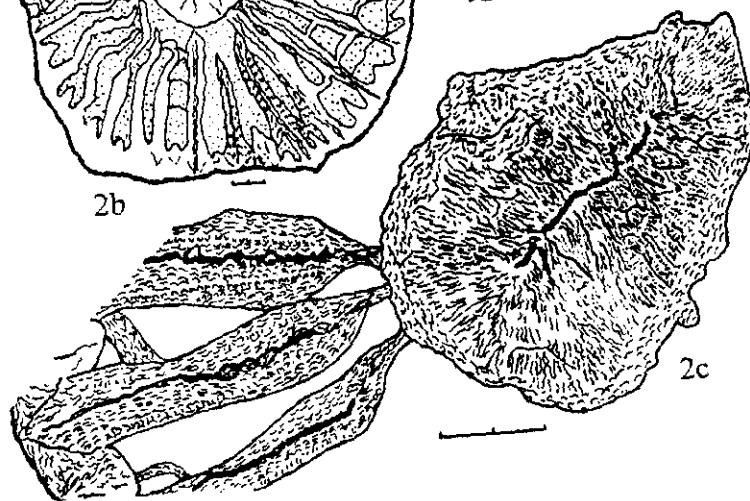
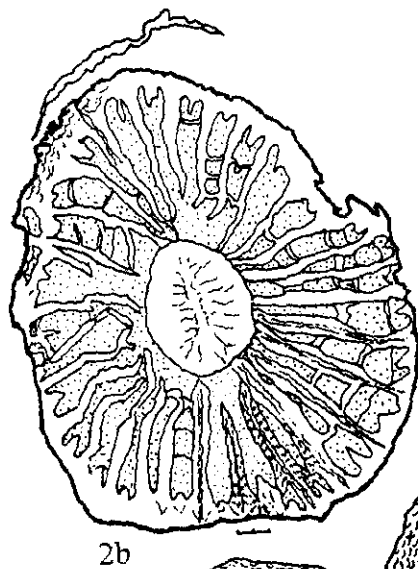
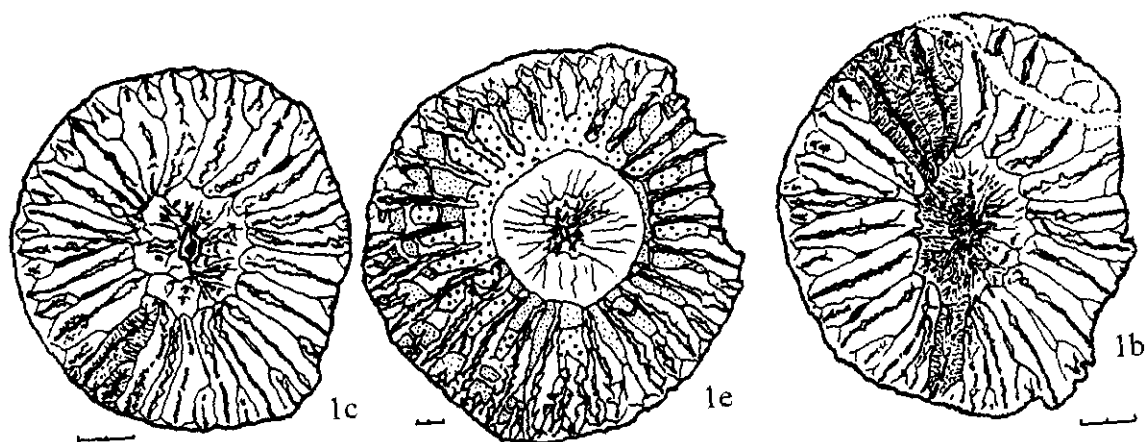
El recurvamiento de la parte lamelar hace que la dirección de las expansiones fibrosas que surgen de ella, sea típicamente "cerrada" en lugar de abierta como es propio de los haces de fibras (fig. 13-D).

La anchura de tales elementos en su base puede sobrepasar las 20 micras, siendo su longitud entre 30 y 50 micras. Las expansiones fibrosas, muchas veces individualizadas como verdaderas fibras, pueden alcanzar las 120-140 micras.

En corte longitudinal, realizado perpendicular a la dirección de apilamiento de los tridentes, el aspecto de los mismos está caracterizado por múltiples secciones triangulares, agrupadas en dominios menores relacionados con la base lamelar, y en dominios mayores correspondientes a las agrupaciones fasciculares semejantes a "hogueras".

Dichos triángulos corresponden a la sección de las expansiones fibrosas y su sección es la que cabría esperar de un cristal rómbico de calcita alargado según su eje "c" (fig. 61-9 y lám. XIV-E y D).

Figura 60.- Apéndice microestructural para el grupo de *Rylstonia*, morfología interna de los ejemplares tratados.-
1a-f.- SSE/18-4, *Rylstonia* cf. *benecompecta* (var. fibrosa).
2a-c.- LP2/10-38, *Rylstonia benecompecta* (var. lamelar).



La individualidad de las hogueras pseudofibrosas está más marcada en la base de algunas de ellas, aunque tal efecto en muchos casos es debido a un leve retoque diagenético que hace coalescer elementos con orientaciones ópticas muy parecidas, en una sola fase.

Las hogueras son fascículos de tridentes más o menos diferenciados que no se desarrollan desde un ápice, a diferencia de los fascículos del mesoplasma. La base suele ser más lamelar que la zona final, lo cual explicaría la falta de ápice de estos fascículos. Su aparición aparte de verificarse en la zona crenulada del estereoplasma septal, lo hace también en la muralla externa (lám XIV-G).

**4-2-2-2) Observaciones de orden mayor.-*

Como decíamos, el mesoplasma se va diferenciando en sentido vertical, en dominios controlados por la forma de los fascículos fibrosos que se abren en los ejes.

La superficie de partida sobre la que debe comenzar la secreción de la segunda fase (revestimiento), está por tanto compartimentada y controla la dirección de los elementos que surgen lateralmente.

Esta organización, controlada por el relieve mesoplásmico, define dominios con direcciones discordantes (fig. 61-6 y lám. XIV-I).

Como contraste, cuando dichos dominios parten de un eje cerrado, es decir una LMN, los dominios que surgen de la zona axial tienen direcciones similares y por tanto una apariencia "fibronormal" (fig. 61-5 y lám. XIV-F).

La compartimentación del estereoplasma alcanza su mayor desarrollo en las partes más evolucionadas del cáliz, en el sentido de que los diferentes fascículos, se organizan con un empaquetamiento más marcado y diferenciado.

Esta organización se asocia a la crenulación de las zonas marginales (muralla, bases septales y disepimientos), provocando que las superficies externas de las estructuras estén típicamente onduladas ó crenuladas (fig. 60-1f). Además estos fenómenos van unidos a la formación de tubérculos más marcados e incluso alguna carena horizontal que podría corresponder a la continuación entrecortada de un septo menor (fig. 60-1e).

Respecto al estereoplasma, el septo se divide en dos zonas en corte transversal. Una zona basal y otra zona axial. Aunque la forma septal sea de bordes rectos, la zona basal tiene elementos más lamelares, en un dominio engrosado que se afina hacia el eje (fig. 60-1c).

Esta zona basal está recubierta por una zona periférica en donde los microelementos llegan a hacerse completamente fibrosos. Esta región engrosada se va marcando más hacia el cáliz para dar lugar a una crenulación incipiente.

Las tábulas son escasas y en general gruesas. Existe alguna tábula asociada al revestimiento de la columnilla, y al igual que éste, es de microestructura totalmente fibrosa (fig. 60-1e). Este tipo de tábulas son los "collares" descritos por HUDSON & PLATT (1927), en las columnillas de tipo "gamma" en *R. benecompecta*.

Tábulas de columnilla asociadas a los "collares", típicamente abombadas en sección longitudinal (son similares a disepimientos de columnilla), no llegan a observarse en este ejemplar, aunque son corrientes en otros (por ejemplo SSE/15-8 y 9, figs. 58-4 y 5).

Tábulas basales, cóncavas hacia el cáliz también llegan a desarrollarse, aunque son escasas. Su microestructura es igual a la del estereoplasma septal del que se segregan.

Los sellos interseptales están poco desarrollados, siendo lo corriente contactos netos entre huecos totalmente clausurados.

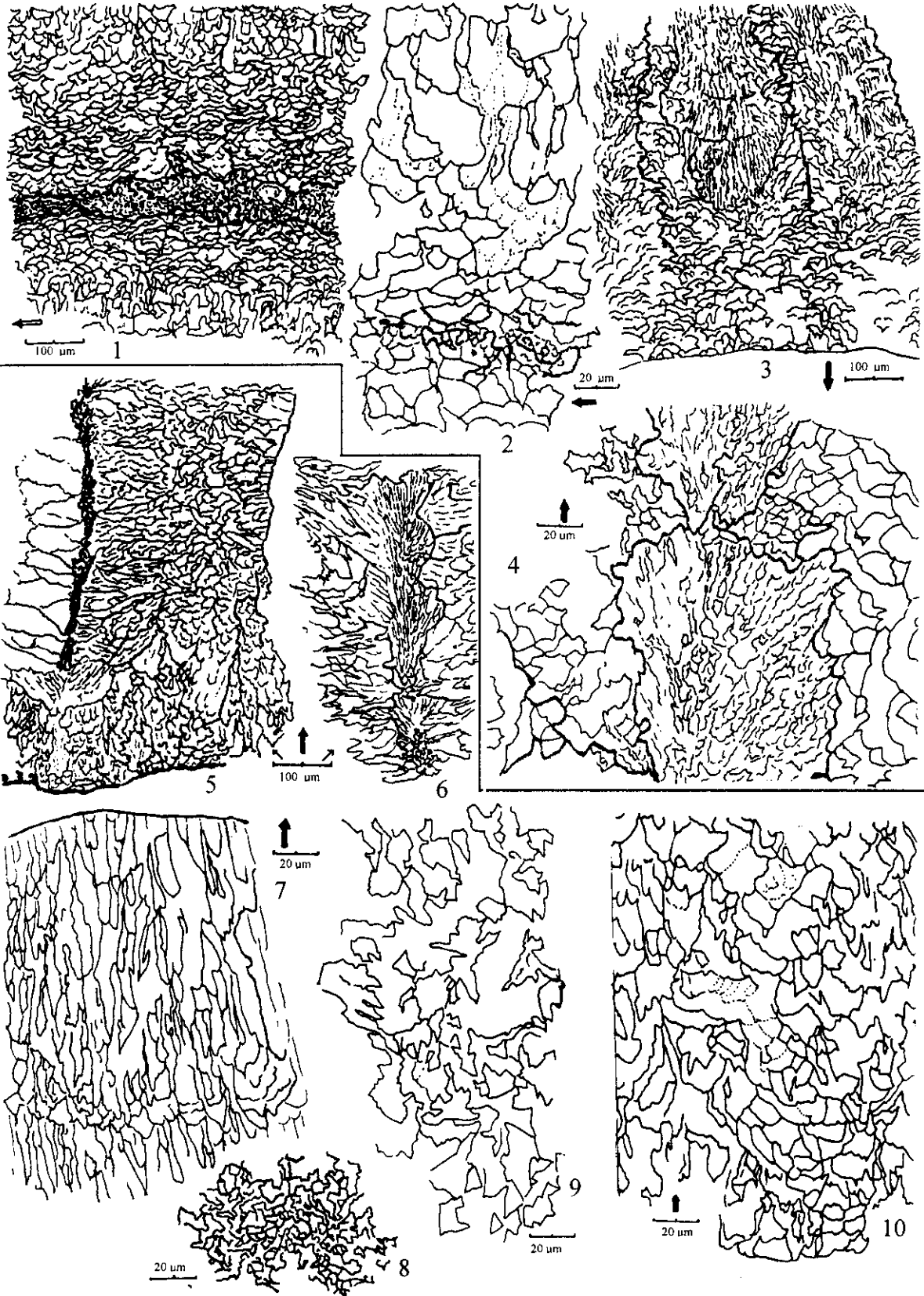
Figura 61.- Apéndice para el grupo de *Rylstonia*, microestructura (ver la lámina XIV).-

**Ejemplar LP2/10-38, forma lamelar:*

- 1.- Estereoplasma lamelar ortogonal y mesoplasma vermicular (basado en Lám. XIV, fig. L).
- 2.- Detalle en un septo con LMN. Obsérvese el carácter tridente de los elementos más externos.
- 3.- Borde externo de la columnilla axial (basado en la Lám. XIV, fig. J).
- 4.- Detalle de un mesoplasma abierto gránulo-fibroso.

**Ejemplar SSE/18-4, forma fibrosa:*

- 5.- Muralla y base septal con LMN (basado en Lám. XIV, fig. F).
- 6.- Detalle de un mesoplasma aserrado de fibras con contornos bastante rectos.
- 7.- Fibras de la columnilla axial en su parte externa (basado en la Lám. XIV, fig. B).
- 8.- Aspecto en corte longitudinal de una LMN (basado en la lám. XIV, fig. C).
- 9.- Aspecto triangular del corte longitudinal, perpendicular a las zonas estereoplásmicas de tridentes (basado en la Lám. XIV, fig. E).
- 10.- Microestructura lamelar a tridente en la parte superior, desarrollada en un disepimiento engrosado (corte longitudinal).



***D-4-2-3) *Columnilla*.**-

Esta estructura es variable en el conjunto de ejemplares. En SSE/18-4 la columnilla tiene un núcleo de origen septal que se separa muy tempranamente (por debajo de los 4mm de D.alar). Este núcleo está formado por algunas porciones septales que se unen de forma irregular al extremo axial del septo K (detalle en lám. XIII-6a). Una vez que se ha producido la separación de todo el conjunto axial, la evolución vertical del mismo es independiente del aparato septal (lám. XIII-6b).

Ambas zonas se relacionan mediante una franja de tejido segregada desde la columnilla hacia el exterior (secreción excéntrica), que al adaptarse a los huecos existentes en los finales septales provoca una lobulación más o menos intensa. Tales lóbulos nunca deberían ser confundidos con porciones axiales de septos que se incorporan a la estructura (detalle en fig. 60-1e).

La apertura de las LMN en el núcleo de la columnilla no se verifica en SSE/18-4 hasta la parte distal de la misma. Observamos en este dominio que la secreción estereoplásmica afecta al conjunto, en lugar de aparecer en cada uno de los elementos radiales. Este revestimiento periférico de crecimiento excéntrico, que en SSE/18-4 es completamente fibroso, está íntimamente relacionado con el tabulario en su parte axial. Las tábulas se separan del engrosamiento periférico de modo similar a como los disepimientos se separan de la muralla externa, siendo a veces en esta zona, casi tan verticales como éstos.

En SSE/18-4 se observa que el tejido fibroso del revestimiento de la columnilla, al igual que en los septos menores, se desarrolla desde el tamaño menor de la fibra en su comienzo en la zona interna, hasta un tamaño máximo en las zonas periféricas lobulares (lám. XIV-B).

***D-4-2-4) *Marginario*.**-

Existe una fina epiteca de desarrollo independiente a los septos. Es normal que esta epiteca muestre organización en fascículos, que tienen empaquetamiento desarrollado. Este empaquetamiento aumenta en organización hacia el cáliz (fig. 60-1d y f).

La naturaleza de los fascículos es mixta (similares a la "hogueras" en el estereoplasma), distinguiéndose una base de fibrolamelas ó tridentes, que da paso a un desarrollo fibroso algo más abierto (lám. XIV-G).

Sobre el final fibroso del fascículo suele comenzar una secreción de carácter similar a su base, que está íntimamente relacionado con el estereoplasma septal y los disepimientos.

En zonas juveniles esta capa mixta pseudofibrosa está poco organizada, aunque como ya hemos señalado, lo hace hacia el cáliz, con la aparición de la crenulación.

Esta crenulación sucede a la par que el comienzo de la formación de los disepimientos, ya en el cáliz (tres filas discontinuas en este ejemplar). Éstos son gruesos y muy verticales. Su microestructura es la misma que la de la zona de crenulación, es decir, ligeramente fasciculada y formada por elementos mixtos de pequeño tamaño.

En SSE/18-4 los septos menores están moderadamente desarrollados. La peculiaridad en su formación reside en que los septos menores sólo son crestas septales y su secreción es continua, sin separación meso-estereoplasma (lám. XIV-H).

Pueden alcanzar un grosor considerable y estar formados íntegramente por tejido fibroso mesoplásmico ligeramente transformado.

La cresta septal completamente abierta segrega el tejido fibroso con un organización en *jet d'au*, sin llegarse a distinguir fascículos de eje.

Las fibras crecen en tamaño hacia la periferia, llegando a ser casi tan grandes como las fibras de estereoplasma. En algún caso puede observarse alguna interrupción periférica con elementos mixtos.

D-4-3) *Ejemplar LP2/10-38 (fig. 60-2, fig. 61-1 a 4, lám. XIII-9 y lám. XIV-J, K y L).-

El estudio comparativo se ha llevado a cabo mediante una Lámina Ultrafina y dos láminas delgadas convencionales, una realizada en el extremo inferior del fragmento (diámetro de 12.5mm y 28 septos mayores) y otra en la parte alta del cáliz (diámetro 15mm y 31 septos mayores). La lámina Ultrafina ocupa una posición intermedia entre las otras dos.

***D-4-3-1)-*Observaciones de la lámina ultrafina*.**-

***4-3-1-1) *Mesoplasma*.**-

La lám. ultrafina nos muestra un mesoplasma más fino y de borde más redondeado que el de SSE/18-4. Su apariencia es vermicular, con sucesivos estrechamientos y abultamientos suaves. Las zonas estrechadas corresponden a LMN granulares (XIV-L y fig. 61-1) y las partes más abiertas son LMC finas, de aspecto granulo-fibroso (XIV-K y fig. 61-4).

En las zonas axiales de los septos los gránulos de la LMC del resto del septo, tienen una organización

vertical que varía desde elementos claramente fibrosos (fibras interpenetradas) a otros que más bien parecen corresponder a filas de gránulos orientados (fig. 61-4).

El tamaño de los gránulos varía entre 3 y 10 micras. Tanto las fibras como las filas de gránulos pueden tener entre 30 y 45 micras de longitud.

*4-3-1-2) *Estereoplasma*.-

El estereoplasma está sumamente desarrollado y formado íntegramente por elementos lamelares recurvados que sólo en las líneas de crecimiento forman tridentes, siempre de base más ancha (fig. 61-1 y 2).

Las lamelas se disponen paralelas a la lámina media y su grado de organización es bajo en comparación a los fascículos en forma de hoguera observables en SSE/18-4, aunque es posible discernir una organización incipiente (lám XIV-L).

Las dimensiones de las lamelas recurvadas es de 30-60 micras de longitud por 15-25 micras de grosor.

Las líneas de crecimiento observables en lámina delgada convencional corresponden en Lámina Ultrafina a alineaciones de fibrolamelas o tridentes que interrumpen el desarrollo lamelar normal.

Dichas fibrolamelas son más ortogonales que los tridentes típicos (las dimensiones de altura de las expansiones fibrosas de los elementos, igualan a las dimensiones en longitud) ya que parten de elementos lamelares de base más recta y extensa. Estas interrupciones semejan escalones en el desarrollo del estereoplasma.

Las tábulas aún siendo marginales, tienen dirección de secreción centrífuga (hacia la muralla), detalle que las diferencia de las tábulas y disepimientos de SSE/18-4, con una dirección centripeta de secreción.

* 4-3-1-3) *Columnilla*.-

En la lámina ultrafina realizada no se ha conservado ninguna parte del marginario, aunque estos datos pueden ser obtenidos de las secciones delgadas convencionales, como expondremos en el siguiente apartado.

La columnilla axial es compacta con un núcleo fibroso organizado en lóbulos radiales abiertos (no hay rastros de LMN). La columnilla en su conjunto está recubierta por estereoplasma lamelar cuyos elementos son idénticos a los del estereoplasma septal (lám. XIV-J y fig. 61-3).

Los haces radiales de fibras están compuestos por microelementos de pequeño tamaño que únicamente son fibras puras en las zonas de eje de los lóbulos. Estas zonas claramente fibrosas están compuestas por regiones de elementos interconectados de aspecto reticular-fibroso que se alternan con zonas granulares y lamelares incipientes. Los elementos lamelares incipientes aparecen preferentemente en las zonas de inter lóbulo (fig. 61-3). Todo el conjunto es muy diferente al aspecto de la columnilla de SSE/18-4, pudiéndose decir que la columnilla de LP2/10-38 es más radial, más abierta y más lamelar que la de SSE/18-4.

*D-4-3-2) *Correlación con observaciones de las láminas convencionales*.-

Las láminas convencionales inferior y superior nos prestan una información adicional. La sección más pequeña que era posible realizar en este ejemplar fragmentario, ya es bastante alta (12,5mm por 28 S.M.). En esta sección la superficie marginal o externa de las tábulas se ha separado parcialmente de la muralla asemejando una fila incipiente de disepimientos. Las líneas medias negras LMN, están generalizadas, a excepción de unas escasas aberturas en la zona media de algún septo de contornos irregulares (las más pequeñas son triangulares, ver lám. XIII-9).

La columnilla todavía presenta LMN y la lobulación sólo ha empezado a desarrollarse. No se observa crenulación en el marginario, que es lamelar simple (lamelas recurvadas) y con septos menores sin desarrollar, aún inmersos en la muralla.

El estereoplasma también es lamelar (lamelas recurvadas), con una o dos líneas de crecimiento de naturaleza fibroide; la dirección de las lamelas es perfectamente paralela al eje septal (fig. 60-2c); las tábulas están engrosadas y aparecen completamente separadas tanto de la columnilla como de la muralla externa, dando sensación de continuidad entre la zona centrífuga (column.) y la centripeta (Muralla).

La sección superior (15mm por 30SM), realizada a 7mm sobre la anterior (entre ambas se sitúa la lámina ultrafina), presenta ya hasta tres filas de disepimientos finos; el mesoplasma está casi completamente abierto, siendo de reborde vermicular a triangular y alcanzando una mayor anchura, a veces casi toda la del septo (fig. 60-2b).

Sólo algunas bases septales en la zona cardinal algo más gruesa (lado convexo) son aún LMN, en el resto del mesoplasma la sensación en lámina convencional es de microestructura fibrosa, aunque seguramente en el detalle coincide con el carácter gránulo fibroso descrito en la lámina ultrafina.

El marginario, a pesar de ser aún totalmente lamelar, está perfectamente crenulado, los septos menores ya se han diferenciado, aunque su desarrollo no es importante.

La columnilla no conserva ningún rastro de LMN, resultando estar completamente abierta, su aspecto es

fibroso y el recubrimiento externo lamelar está bastante reducido.

Las tábulas, que comienzan a desaparecer, tienen el mismo carácter que en la primera sección, los disepimentos sin embargo son elementos extremadamente delgados. Por último, el estereoplasma es igualmente lamelar aunque más adelgazado, con la misma estructura, muy poco afectada por los ángulos nuevos del mesoplasma.

La evolución del ejemplar LP2/10-38 en la parte superior del coral (de 12,5 a 15mm de diam.) es bastante rápida demostrándonos una vez más qué importantes son los cortes en la parte superior del cáliz. En escaso espacio, el mesoplasma evoluciona rápidamente, la columnilla se abre por completo y el marginario llega a crenularse aún sin tener microestructura fibroide.

De hecho el ejemplar adquiere la mayoría de los rasgos de madurez que se observan en otros ejemplares del grupo, como son disepimentos y crenulación, todo ello siempre sin dejar de tener microestructura básicamente constituida por lamelas recurvadas paralelas al mesoplasma (ortogonales), frente a los tridentes típicos de desarrollo fascicular y de direcciones variables en SSE/18-4.

Esto, junto al diferente desarrollo de las tábulas, claramente centrífugas en LP2/10-38, y a la evolución vertical del mesoplasma, claramente más adelantada en SSE/18-4, constituyen las principales diferencias entre ambas formas.

Rylstonia

Sigla	D. max.	DeolCK	DeolA	Nºsepi	Dissep	Crenul.	Mesop.	Estercop.	Column.
LP2 10-38a	12.6	4.3	3.3	28	1fila	no	LMN1 2.verm	Lam-lineas C.	LMNsimp,lob
b	14.5	4.5	3.3	31	2-3filas	si,1/2	LMC, Verm	Lam-lineas C.	LMCsimp,alta lob
SC 3-34	14	3	0.2	36	1fila	no	LMN	tridente-fibroso	LMNsimp
SC 3-19a	7.8	0	0	26	no	no	LMN	tridente-fibroso	LMNcomp, no libre
b	10	0	0	30	no	no	LMN	tridente-fibroso	LMNcomp, no libre
c	13.4	3	3	32	no	no	LMN entrecort	tridente-fibroso	LMNcomp, libre
SC 3-10a	2.5	0	0	15	no	no	LMN	tridente-fibroso	LMNsimp, Sep-K
b	6.6	0	0	24	no	no	LMN	tridente-fibroso	LMNsimp, Sep-K
c	11.5	3	1.5	28	no	no	LMN entrecort	tridente-fibroso	LMNcomp, libre
SC 3-31a	7	2.4	1.5	24	no	no	LMN	tridente-fibroso	LMNsimp, escaso lob
b	10	3	1.9	26	2filas	si, baja	LMN entrecort	tridente-fibroso	LMNcomp, lob, reduc
c	16	4	3.5	31	2-4filas	si, alta	LMN entrecort	trid-fibr. carenas	Entrec, compx, poros
SC 3-22a	14.5	4	1.5	30	no	no	LMN entrecort	Lam-diedro	LMNsimp, lob
SC 3-24a	14.5	0	0	29	0-3filas	si, baja	LMN	lamelar-tridente	LMNsseptales, no libre
b	14	5.5	5.5	30	5filas	si, alta	LMN	lamelar-tridente	Idem, reducida
c	15	5.3	5.3	30	3-5filas	si, alta	LMN 1/2, verm	lamelar-tridente	LMCsseptales, collar
SC 3-12a	8.2	3	2.2	23	no	no	LMN	lamelar-tridente	LMNcomp, poros
b	11	3.7	3	26	no	no	LMN	lamelar-tridente	LMNcomp, poros
c	13.5	4.2	4.2	29	4-5filas	si?	LMN 1/2, verm	lamelar-tridente	LMCcomp, lob
SC 3-33a	14.5	4	2	30	0-2filas	si, 1/2	LMN 1/2, verm	lamelar-tridente	LMNcomp?, lob
b	13.5	2.5	1	30	0-2filas	si, 1/2	LMN 1/2, verm	lamelar-tridente	LMN1/2comp?, lob
SC 3-20a	11.5	0	0	26	no	no	LMN	fibroso	LMNsseptales, no libre
COU2-2a	13	4	2	26	1fila	si, alta	LMN 1/2, verm?	lamelar-tridente	LMCcomp, lob
SSE 10-22a	5	1	0.5	20	no	no	LMN	tridente	LMNsimp, Sep-K
b	11.2	3	2	32	no?	si, 1/2	LMN 1/2, verm?	tridente(capas)	LMNsimp, escaso lob
SSE 10-11a	12.7	2.5	0.5	29	no	no	LMN 1/2, verm	lam-tridente diedro	LMNsimp, escaso lob
b	15.5	3.5	1	30	1-2filas	si, alta	LMC, verm-aserrad	lam-tridente diedro	LMCsimp, lob
SSE 10-23a	5.1	1	0.5	18	no	no	LMN	tridente-fibroso	LMNsimp
b	8.5	2.2	0.7	24	no	no	LMN	tridente-fibroso	LMNsimp, Sep-K
c	11	2.5	1	26	no?	si, baja	LMN entrecort	tridente-fibroso	LMNsimp, escaso lob
SSE 10-51a	8.5	2.5	1	26	no	no	LMN	tridente-fibroso	LMNsimp, Sep-K
b	9.3	3	1.5	26	no	no	LMN entrecort	tridente-fibroso	LMNsimp, escaso lob
SSE 10-58a	5.7	1.2	0.5	18	no	no	LMN	lamelar	LMNsimp, Sep-K
SSE 10-48a	7.5	2	0.5	22	no	no	LMN	tridente-fibroso	LMNcomp, poros
SSE 10-66a	6.5	1.2	0.6	19	no	no	LMN	lamelar-tridente	LMNsimp
b	7.3	1.6	0.8	20	no	no	LMN	lamelar-tridente	LMNsimp, escaso lob
c	12.5	3	1	24	no?	si, 1/2	LMN entrecort	lam-tridente diedro	LMNsimp, escaso lob
SSE 10-76a	9	3	0.6	26	no	no	LMNbase entrecort	tridente	LMNsimp
b	12.5	3	0.6	28	no	no	LMNbase entrecort	tridente, Sm ctrg	LMNsimp, Sep-K
c	16.5	6	4	31	no	si, alta	LMN entrecort	tridente, Sm ctrg	LMNcomp
d	20	6	4	33	no?	si, alta	LMC aserrado	tridente, Sm ctrg	LMNcomp, poros
SSE 10-9a	6.7	1	0.3	18	no	no	LMN	tridente	LMNsimp, Sep-K
b	9	1.5	0.4	23	no	no	LMN	tridente(capas)	LMNsimp
c	13.5	3.5	1.6	27	no	no	LMN 1/2, verm?	tridente(capas)	LMNsimp
d	15	3.5	3	29	no?	si, baja	LMC, verm-aserrad	tridente(capas)	LMCsimp, lob
SSE 10-73a	14	3.5	1.5	28	1fila	si, baja	LMN 1/2, verm	lamelar diedro	LMN1/2simp, lob
SSE 10-2a	5.5	1	0.4	18	no	no	LMN	fibroso	LMNsimp, Sep-K
b	14.5	4	2.6	28	no?	si, baja	LMNbase entrecort	fibroso	LMNsimp, alta lob
SSE 10-32a	7.5	2.5	1.5	24	no	no	LMN	lamelar	LMNsimp, lob
b	9	2.5	1.5	31	no	no	LMC verm	lamelar	LMNsimp, alta lob
c	12.5	0	0	31	3filas?	si?	LMC aserrado?	lamelar	desaparece?
SSE 10-72a	6	1.5	0.5	19	no	no	LMN	fibroso	LMNsimp
b	10	2.8	3.2	24	no	no	LMN 1/2	fibroso	LMNcomp
c	13.5	4.5	3.3	26	1fila	si, alta	LMC aserrado	tridente-fibroso	LMCcomp, lob?
SSE 10-74a	13	4	4	27	2-5filas	si, alta	LMC aserrado	fibroso	ejemplar patológico
SSE 10-68	8	3.5	3.5	24	no	si, alta	LMC aserrado	fibroso	LMCcomp, lob?
SSE 10-52a	5	1	0.4	17	no	no	LMN	fibroso	LMNcomp
b	7.7	3.7	3.7	19	no	si, baja	LMN 1/2, aserrado	tridente-fibroso	LMN1/2comp, lob
SSE 10-20a	11.5	4	2	22	no	no	LMN entrecort	fibroso	LMN1/2comp, lob
b	12.5	4.3	4.2	22	no	si, 1/2	LMN1/2, aserrada	tridente-fibroso	LMN1/2comp, lob

Sigla	D. max.	DcolUK	DcolA	Nºsept	Disep.	Crenul.	Mesop.	Estereop.	Column.
SSE 10-21a	6.5	1.5	1.5	22 no	no	LMN	fibroso	LMNcomp	
b	10	3	1.9	24 no	no	LMN	tridente-fibroso	LMNcomp.reduc	
c	12.3	3	1.3	26 1 fila	si.baja	LMN	tridente-fibroso	LMNcomp.mas.reduc	
d	10	3	3	26 1 fila	si.1/2	LMN entrecort	tridente-fibroso	LMNcomp	
SSE 10-65a	14.7	4.5	2.6	27 no?	si.1/2	LMN.bases aserrad	tridente-fibroso	LMN1/2comp.lob	
SSE 10-10a	8	1.5	1.5	23 no	no	LMN	fibroso	LMNcomp	
b	12.7	4	4	26 no	si.1.2	LMN entrecort	tridente-fibroso	LMN1/2comp	
c	16	5.3	5.3	27 2-4 filas	si.alta	LMC aserrado	trid-fib.carenas	LMCcomp.lob.collar	
SSE 13-5a	6.5	1.6	0.7	23 no	no	LMN	lamelar	LMNsimp	
b	9.5	2.5	1.3	25 no	no	LMN1/2.verm	lam. algo diedro	LMNcomp	
c	11.5	3	1.7	25 no	si.baja	LMC aserrado	lam. algo diedro	LMCcomp.lob	
SSE 13-1a	6	1.5	1	18 no	no	LMN	fibroso	LMNcomp	
b	11.5	5.2	4.2	25 no	no	LMN1/2.entrecort	fibroso	LMN1/2comp	
c	14	6.7	5.5	27 1-2 filas	si.1.2	LMC aserrado	tridente fibroso	LMN1/2comp.lob	
d	15	5.2	4.5	27 3-6 filas	si.alta	LMC aserrado	trid-fib.carenas	LMCcomp.lob	
SSE 13-9a	8.5	3.3	2	22 1 fila	no	LMN	tridente	LMN1/2comp.lob	
b	10	4.3	3	23 1 fila	si.baja	LMN1/2.entrecort	tridente	LMN1/2comp.lob	
SSE 13-10a	6.7	2	1.3	18 no	no	LMN	fibroso	LMNcomp	
SSE 13-18lg	0	0	0	0 no	si.1.2	LMN1/2	fibroso	LMNcomp	
a	14	3.2	3.2	26 no?	si.alta	LMC aserrado	tridente-fibroso	LMCcomp.lob	
SSE 14-5a	9	3.5	3.1	23 no	si.baja	LMN	fibroso	LMNcomp.poros	
SSE 14-9a	6	1.5	0.3	19 no	no	LMN	lamelar-tridente	LMNsimp. Sep-K	
SSE 14"-18a	2.6	0	0	14 no	no	LMN	tridente	sin columnilla	
b	8.6	2	1	22 no	si.baja	LMN1/2 entrecort	tridente-fibroso	LMNsimp. Sep-K	
c	11	2.5	1.5	23 no	si.alta	LMC aserrada	tridente-fibroso	LMN1/2simp.lob	
SSE 15-8a	11.5	3	2	26 2-3 filas	si.alta	LMC aserrada	tridente	LMCsimp.lob	
b	11.5	3	2	26 3-4 filas	si.alta	LMC aserrada	tridente	idem tras una dedifer.	
SSE 15-9a	6.5	2.5	1	18 no	no	LMN	fibroso	LMNcomp	
b	12	3	2	25 0-3 filas	si.alta	LMC aserrada	tridente-fibroso	LMCcomp.lob.dedif.	
SSE 18-4a	5	1	1	16 no	no	LMN	fibroso	LMNcomp	
b	14	5.5	5.5	24 1-3 filas	si.alta	LMC aserrada	tridente.carenas	LMCcomp.lob.alta	
SSE 18-16a	7	0	0	15 no?	no?	LMN1/2.entrecort	tridente	no se observa.dedif?	
b	11.4	2.5	2.5	26 1-3 filas	si.alta	LMC aserrada	tridente	LMCcomp.lob	
SSE 18-102a	1.8	0	0	10 no	no	LMN	fibroso	no se observa	
b	5.1	1.5	0.7	15 no	no	LMN	fibroso	LMNsimp	
SSE 18-109a	3.3	0.8	0.8	14 no	no	LMN	fibroso	LMNsimp. Sep-K?	
b	5.5	1.4	1.4	16 no	no	LMN	fibroso	LMNsimp	
c	10.5	3.5	2.9	20 no	si.alta	LMC aserrada	tridente	LMCsimp.lob	
SSE 18-111a	6	0	0	20 no	no	LMN	tridente	ausente	
b	9.5	0	0	25 no	si.baja	LMNbases entrec	tridente	ausente	
c	12.5	2.7	1.5	27 no	si.1/2	LMN1/2.entrecort	tridente	LMNcomp	
d	14.5	3.5	2.5	27 2-4 filas	si.alta	LMC aserradas	tridente.carenas	LMCcomp.lob	
SSE 18-84a	4.5	1	1	19 no	no	LMN	tridente-fibroso	LMNsimp	
b	9	3	1	24 no	si.baja	LMNbases entrec	tridente	LMNcomp	
c	15.2	2.5	2.5	26 0-1 fila	si.alta	LMC aserradas	tridente	LMCcomp.lob	
SSE 21-1a				no	no	LMN	tridente	ausente	
b				no	si.baja	LMN	tridente	LMNsimp.Sep-K	

* Capítulo VII-E)

Grupo de *Zaphrentites*.-

*E-1) Introducción general.-

Formas pinnadas similares a las típicas del género *Zaphrentites* HUDSON, 1941, son corrientes en parte de los afloramientos de Los Santos de Maimona, estando casi ausentes en los afloramientos de Guadiato.

Las formas de Los Santos provienen principalmente de la unidad 4, siendo infrecuente o en su caso peculiar, su aparición en la unidad 6. En RODRÍGUEZ & FALCES , 1992 y 1993, se estudiaron dichas formas, clasificándolas dentro de los conceptos taxonómicos creados por CARRUTHERS, 1910 (estudio sobre *Zaphrentis delanuoiei*).

Las conclusiones de nuestros anteriores trabajos indicaban que el grupo tendría una mayor variabilidad morfológica que la descrita en las especies originales y que además la distribución de las morfologías no es la esperable dentro del género para niveles de edad Viseense superior.

Hemos intentado contrastar las citadas conclusiones estudiando la ontogenia de varios ejemplares característicos y de formas asociadas más o menos extrañas en el grupo, así como un control microestructural de los principales tipos.

Pero antes de exponer dicho estudio y para concretar exactamente a qué nos referimos cuando hablamos del género *Zaphrentites* y sus distintos morfotipos, creemos conveniente realizar algunas reseñas sobre el trabajo de CARRUTHERS, 1910, para definir exactamente los citados conceptos morfológicos, y describir las características metodológicas de su estudio así como su extensión temporal.

*E-2) Algunas notas sobre las especies descritas por CARRUTHERS, 1910.-

Este autor interpreta la filogenia del grupo, estudiando sucesivas poblaciones de formas pinnadas durante el Tournaisiense-Namuriense de Escocia y una posterior comparación con otras localidades en Gran Bretaña y Bélgica.

Según la tabla de la página 535 del citado trabajo el autor identificó al menos 700 especímenes de CRSSD provenientes de 20 localidades diferentes, en un intervalo de edad que va desde el Viseense superior (Lower Limestone group) hasta el Namuriense medio (zona E2, Millstone Grit, en Glenboine), sin contar con los numerosos especímenes del Tournaisiense (algunos cientos más) recogidos en el grupo Cementstone en Liddesdale.

La identificación de las diferentes morfologías, según se desprende de la descripción metodológica de la página 529, no se verificó mediante la observación externa de los cálices, sino que siempre se realizó tras el corte sistemático de los ejemplares y mediante al menos una sección en la base del cáliz (el autor aclara que el diámetro óptimo fue de 7mm). Por supuesto, CARRUTHERS indica que existe variabilidad y formas intermedias entre unos tipos y otros y que en muchos casos adoptó límites algo artificiales para decidir la inclusión de cada ejemplar en una u otra especie. Sin embargo no parece haber identificado ningún otro tipo de variabilidad en todo el conjunto que la que describen las especies por él propuestas.

Z. delanuoiei, ya estudiada por el autor en 1906, típica del Tournaisiense de toda Gran Bretaña, es la especie de la que parte todo el análisis, por ser la primera en aparecer en el registro y por tanto por interpretarse como la más primitiva.

Esta especie tiene las mismas características generales de dimensiones y número de septos que todas las demás, que sólo se diferencian en aspectos morfológicos cualitativos

(excepto *Z. lawstonensis*). Las medidas de dicha especie son de 25mm de longitud, 13mm de diámetro máximo, 27SM y 10mm de profundidad calicular (2/5 de la longitud total).

Sin embargo el diámetro medido, es un valor tomado en el borde último del cáliz, así, si tenemos en cuenta que el cáliz alcanza hasta 10mm de profundidad, los cortes en la base del mismo, que son las secciones posteriormente comparables, la medida que hemos de considerar, según los ejemplares figurados, no supera los 8mm (ver discusión en HUDSON, 1941).

Para estas dimensiones el número septal es de 20-22 SM (en fórmulas como 5-4/3-3 o similares para diámetros de entre 7 y 8mm, según los cortes adultos de cada forma, figurados en la lámina XXXVII, página 538).

Todas las especies definidas, además de las medidas referidas (principalmente los datos de diámetro máximo-número de septos), tienen en común una fósula cardinal situada en el lado cóncavo, muralla externa ondulada, disposición pinnada simétrica en la que los metaseptos son convexos hacia la fósula cardinal, septos menores sólo presentes en el cáliz y tábulas escasas e incompletas. Por orden estratigráfico de abundancia en los diferentes afloramientos, la sucesión es la siguiente:

- Las formas de *Z. delanuae*, típicas en el Tournaisiense (rara en el Viseense y ausente en el Namuriense), se caracterizan por un pinamiento máximo alrededor de las tres fósulas, remarcadas por tejido estereoplásmico, y por una fósula cardinal ancha e incluso de lados ligeramente divergentes, en la que el septo cardinal no se retira hasta la misma base calicular.

- La siguiente especie, *Z. parallelus*, típica en algunos niveles por debajo de la Fells Sandstone en Escocia, Tournaisiense superior y base del Viseense (rara en el Viseense superior y casi ausente en el Namuriense), alcanza una disposición más radial y un septo cardinal que se acorta en su fósula por debajo de la superficie calicular (el septo se acorta pero sigue habiendo tábulas). Dicha fósula es de lados paralelos, final axial con forma de arco y fósulas alares que se atenúan hacia el cáliz.

- La tercera especie, *Z. lawstonensis* (casi exclusiva de la caliza Lawstone Line, en Liddesdale, Viseense medio-superior), se sale de la línea principal de diferenciación y es interpretada como una divergencia lateral dentro de la misma. La especie se diferencia por su menor diámetro (alrededor de 5mm por 18SM), para longitudes comparables (es decir que es mucho más estrecho y ceratoide) y también por la delgadez de sus septos respecto a una muralla relativamente gruesa. La radialidad llega a ser notable y la fósula cardinal se estrecha axialmente (tipo constricta).

- En las dos siguientes especies de la serie principal, *Z. constricta* y *Z. disjuncta*, ambas ampliamente distribuidas desde la Lower Limestone Series hasta la Upper Limestone Series en el Central Valley Escoces (Viseense superior a Namuriense, aunque algunos ejemplares de *Z. constricta* ya se registran en las poblaciones mayoritariamente "paralela" del Tournaisiense) se adelanta aún más la aparición en la ontogenia de la radialidad, la obliteración de las fósulas alares y retirada del septo cardinal.

En la primera de ellas, la fósula sigue permaneciendo reforzada por tejido estereoplásmico, aunque el perfil es triangular, claramente más cerrado en la zona axial (forma "key-shaped").

En la segunda especie, en donde las citadas tendencias se aceleran aún más en su aparición, se produce una liberación gradual de los metaseptos alrededor de la fósula (pérdida del refuerzo estereoplásmico), alcanzándose una radialidad marcada. En esta situación puede llegar a desarrollarse una hábito amplexoide de crecimiento, y forma externa cilíndrica.

Entre las formas más avanzadas y estratigráficamente más altas de *Z. constricta* (típicas en Mirk Fell Beds, Yorkshire, zona E-2), aparecen ejemplares con desarrollo calicular de tipo

"ufimia". Dichas morfologías, asociadas al plexo de *Zaphrentites*, sirvieron para definir *Z. shunnerensis* HUDSON, 1944, que en esta tesis hemos incluido en el género *Ufimia*.

***E-3) *Zaphrentites* HUDSON 1941, p. 309.**

-Especie tipo: *Zaphrentis parallela* CARRUTHERS, 1910, p. 533.

-Diagnosis: (Traducido directamente de HILL, 1981, F316) "Pequeño, cónico, ligeramente curvado y con fuertes estrías longitudinales; fósula cardinal sobre el lado cóncavo; en formas tempranas o estadios de crecimiento tempranos la fósula está cerrada, expandiéndose hacia el eje y con los septos mayores pinnadamente dispuestos respecto a las fósulas cardinal y alares; en formas más avanzadas y estadios de crecimiento posteriores, el septo cardinal se acorta más o menos y los septos se retiran desde la fósula, primero en los cuadrantes cardinales y después en los antípodas, de modo que una disposición radial puede llegar a establecerse tras el desarrollo pinnado; septos menores muy cortos o inmersos en la muralla; tábulas incompletas con superficies cónicas, cuyo punto más alto está en el borde interno de la fósula". Devónico medio-Carbonífero superior.

-Comentario: Por su edad (base del Viseense superior, zona D3), las asociaciones de *Zaphrentites* de la unidad 4 de Los Santos (en las demás localidades estudiadas el género es muy escaso), deberían correlacionarse con las poblaciones de la Lower Limestone Escocesa, caracterizadas por un porcentaje igualado entre *Z. constricta* y *Z. disjuncta* y la escasez o ausencia de *Z. parallela* y *Z. delanuoiei*.

***Zaphrentites* spp.**

***E-3-1) *Material*.-**

Se incluyen de momento en este grupo 69 ejemplares, aunque el número podría ser mayor ya que al menos 15 ejemplares de reciente recolección que parecen entrar en *Zaphrentites* aún no han sido estudiados (ejemplares de La Alameda y Las Pilitas).

De todos ellos sólo 5 provienen de Guadiato, más en concreto del nivel 18 de la Sierra de la Estrella (SSE/18-62, 50, 82, 81 y 25, según el orden en el que aparecen en el listado de variabilidad, al final del capítulo).

De los 64 restantes, todos ellos recogidos en Los Santos, 47 provienen de LAI (unidad 4), 7 de LAII (unidades 4 y 5), 9 de LP (unidad 6) y 1 de Guadajira (unidad siliciclástica superior, aunque el ejemplar apareció en un lentejón calizo incluido en la sucesión).

Son, por tanto, notables las ausencias de *Zaphrentites*, tan abundante en LA, en otras localidades con una posición estratigráfica similar (Cerro Armeña y principalmente Sierra Cabrera, ambas de la unidad 3-4). Además *Zaphrentites* también está ausente en Los Mogotes (unidad 6), o en SSE/10 a pesar de la gran variedad de formas encontradas en dichos afloramientos.

Los ejemplares de Los Santos, siguiendo el orden de los grupos morfológicos distinguidos en el listado adjunto de variabilidad, son (en negrita los ejemplares con LU, en cursiva, aquellos estudiados sólo con cortes pulidos):

LA ALAMEDA I.- grupo A: LAI-5; grupo B: LAI-6, 82, 22; grupo C: LAI-61, 30, 25, 74, 2, 13 y 98; grupo D: LAI-7, 1, 9, 21, 62, 79, 86, 81, 94, 33 y 14; grupo E: LAI-87, 119, 19, 41

y 17; grupo F: LAI-8, 26, 16, 23, 77, 27, 20, 97, 28, 34, 66, 95, 96 y 94'; grupo G: LAI-54, 75, 64, 51, 100 y 100'.

LA ALAMEDA II.- grupo A: LAII/6-2; grupo C: LAII/6-3, 4 y LAII/4-2; grupo D: LAII/4-1 y LAII/4-2; grupo G: LAII/6-7.

LAS PILITAS.- grupo A: LP2/10-1 y 4; grupo B: LP1/7-27, LP2/8-18, LP2/8-25, LP2/10-30 y LP1/7-33; grupo D: LP2/8-20. grupo G: LP2/8-9 y **Gua/2-1** (unidad siliciclástica superior).

SIERRA DE LA ESTRELLA.- grupo B: SSE/18-62; grupo C: SSE/18-50; grupo E: SSE/18-82 y 81; grupo G: SSE/18-25.

El estudio realizado con este material no es completo en comparación con los estudios realizados en otros grupos, faltando cortes seriados y láminas ultrafinas en un mayor número de ejemplares. A pesar de ello la información es más que suficiente para discutir muchos aspectos del género así como para caracterizar bastante bien las asociaciones como veremos a lo largo de la exposición.

*E-3-2) *Forma externa* (fig. 64-1 al 38).-

Las formas externas observadas son casi exclusivamente ceratoides. Las longitudes varían entre 20 y 35mm, aunque existen unos pocos casos de un mayor desarrollo. Entre ellos destaca LAI-119, que llega hasta los 45mm aún sin ser cilíndrico (fig. 64-1) o LAI-66 (fig. 64-5), con 40mm, en el que sí observamos como único caso dicha forma externa (internamente, como veremos en el siguiente apartado, esto se refleja en una morfología aular).

La curvatura es escasa y mal definida y los cálices, como suele suceder en formas poco arqueadas, es de borde horizontal. Dichos cálices son profundos, variando dicha profundidad entre 1/3 (alrededor del 65% de los casos) y 1/2 (35% de los casos) de la longitud total.

La región cardinal (los datos respecto a esta cuestión relativos a 6 de los ejemplares son desconocidos) suele correr por la zona cóncava (46,5% ó 32 casos) o por un lateral (36,2% ó 25 casos), siendo más rara su disposición en la zona convexa (8,7% o 6 casos). En cualquier caso la escasa curvatura indica, al igual que sucede con *Soschkineophyllum? rodriguezi* o en *Ufimia cerezoi*, que simplemente no existe una orientación preferente respecto a la localización de la región cardinal.

La muralla externa es en general poco o nada ondulada (como mucho en la región apical) y de grosor moderado (excepto en LAI-66, que es gruesa, fig. 64-40). En ningún caso se observan procesos de rejuvenecimiento o de fijación al sustrato.

Figura 62.- Morfología interna y variabilidad en *Zaphrentites* spp.-

*Grupo B:

1.-LAI-6. 2.- LAI-82. 3.- LP1/7-27. 4.-LP2/8-18. 5.- LP2/8-25. 17.- LAI-22

*Grupo C:

7.- LAI-61. 6.- LAII/6-4. 8.- LAI-2.

*Grupo F:

9.-LAI-28. 11.-LAI-23. 10.-LAI-20. 12.-LAI-27. 14.-LAI-66.

15a-b.-LAI-34 16.- LAI-26. 18 y 21.- LAI-16. 19.- LAI-21.

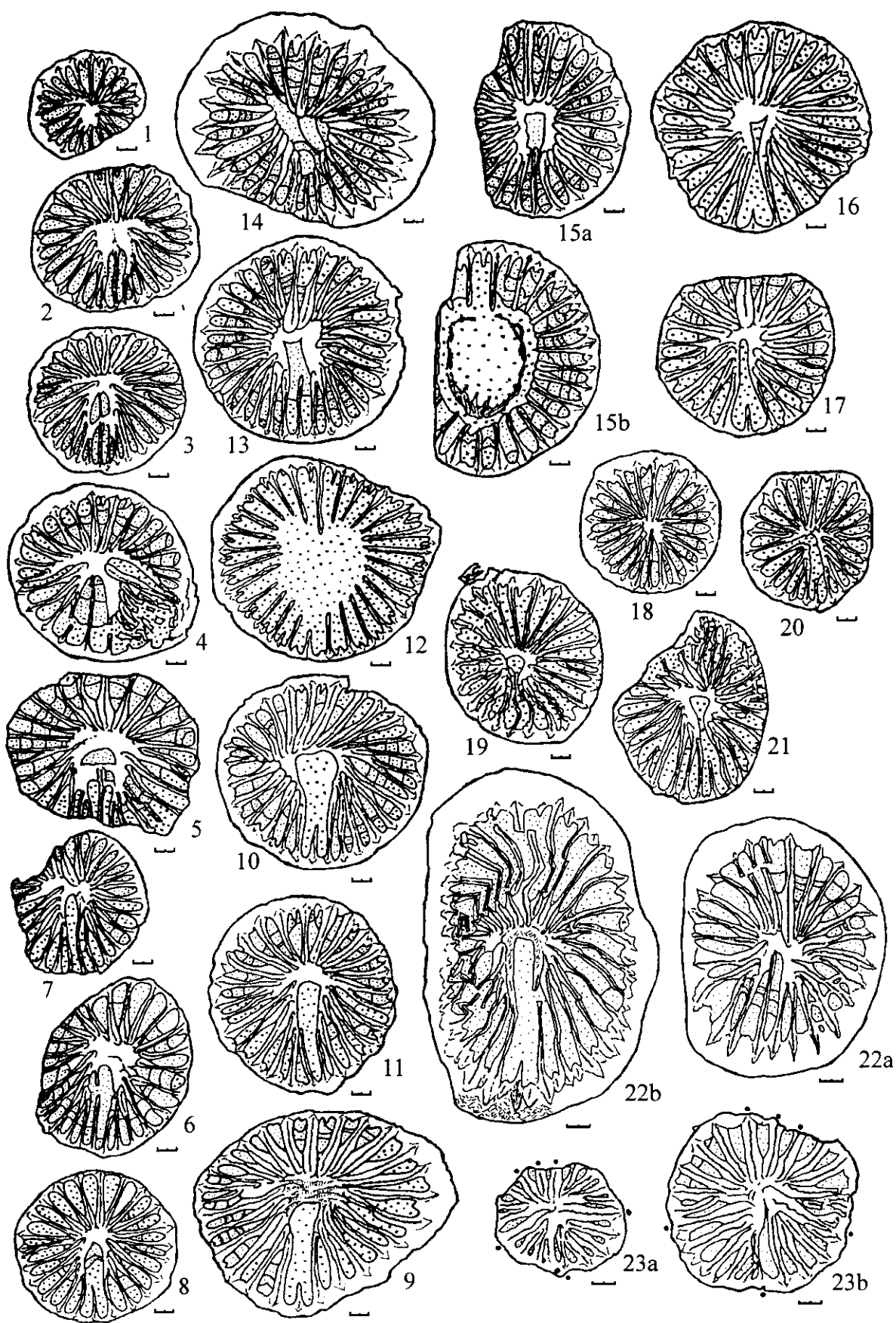
*Grupo A:

20.- LAI-5.

*Grupo E:

13.- LAI-17. 22a-b.- LAI-41.

23a-b.- LP2/9-30, este ejemplar pertenece realmente a *Ufimia cerezoi*, aunque es una forma tan poco derivada de dicha especie, que si no atendemos a los caracteres microestructurales podría ser perfectamente clasificada en este grupo.



***E-3-3) Morfología interna.-**

***E-3-3-1) Introducción a la tabla de variabilidad .-**

La tabla de variabilidad adjunta ha sido dividida en diferentes grupos morfológicos. Al comienzo de cada uno de ellos y a modo de título hemos colocado una frase que caracteriza la agrupación. Para realizar esta división hemos intentado ajustarnos a los criterios descritos más arriba respecto a las especies inglesas clásicas, intentando además incluir otra variabilidad no descrita en las citadas especies y que en conjunto, aleja nuestras agrupaciones de aquellas de las Islas Británicas.

Tres de los citados grupos (B, C y D) se consideran cercanos, al menos en parte, a tres de las especies definidas por CARRUTHERS, 1910, *Z. delanuoiei* (grupo B), *Z. parallelus* (grupo C) y *Z. constricta* (grupo D).

Los grupos E y F corresponden sin embargo a formas de gran desarrollo algo más alejadas de las especies clásicas, pero cercanas a los tres grupos anteriores.

Los otros dos grupos restantes, A y G, corresponden respectivamente a un grupo de formas pequeñas e indefinidas de difícil asignación (probables juveniles, grupo A) y a otro grupo de ejemplares anómalos, incompletos o intermedios con otros géneros (grupo G).

A parte de las variables numéricas de diámetro, fórmula septal y número total de metaseptos, las variables cualitativas contempladas en el cuadro son como sigue:

Sm, se refiere a las características de los septos menores. Se distinguen varios estados, "no" significa que no aparecen Sm; "Km bj" significa Km (pareja de menores periatípodas) bajos o incipientes; "Km", son menores periantípodas bien desarrollados; "Sm bj" significa que ya hay menores, aunque en un estadio incipiente (en estos casos siempre se ha alcanzado el estadio anterior de "Km"); "Sm" son menores más claramente establecidos; "Ctrg" significa por último, que aparecen menores pero que su disposición es contratingente. Esta variable es importante pues puede ayudarnos a calibrar la madurez del ejemplar.

B cáliz se refiere a la localización de la sección respecto a la base calicular. Hemos situado el comienzo de dicha base, en el momento en el que la fósula cardinal, que es la región más deprimida del cáliz, comienza a registrar relleno sedimentario. Respecto a la base septal podemos tener secciones por debajo, por encima o en la misma base. Este apartado de observación no ayudará a discernir si hay o no una verdadera reducción del septo Cardinal antes de la misma base, carácter diagnóstico para utilizar las especies clásicas. El principal problema en la determinación de la base calicular se refiere a aquellos ejemplares que no muestran tábulas.

Figura 63.- Ontogenia de algunos ejemplares escogidos del plexo de *Zaphrentites*.-

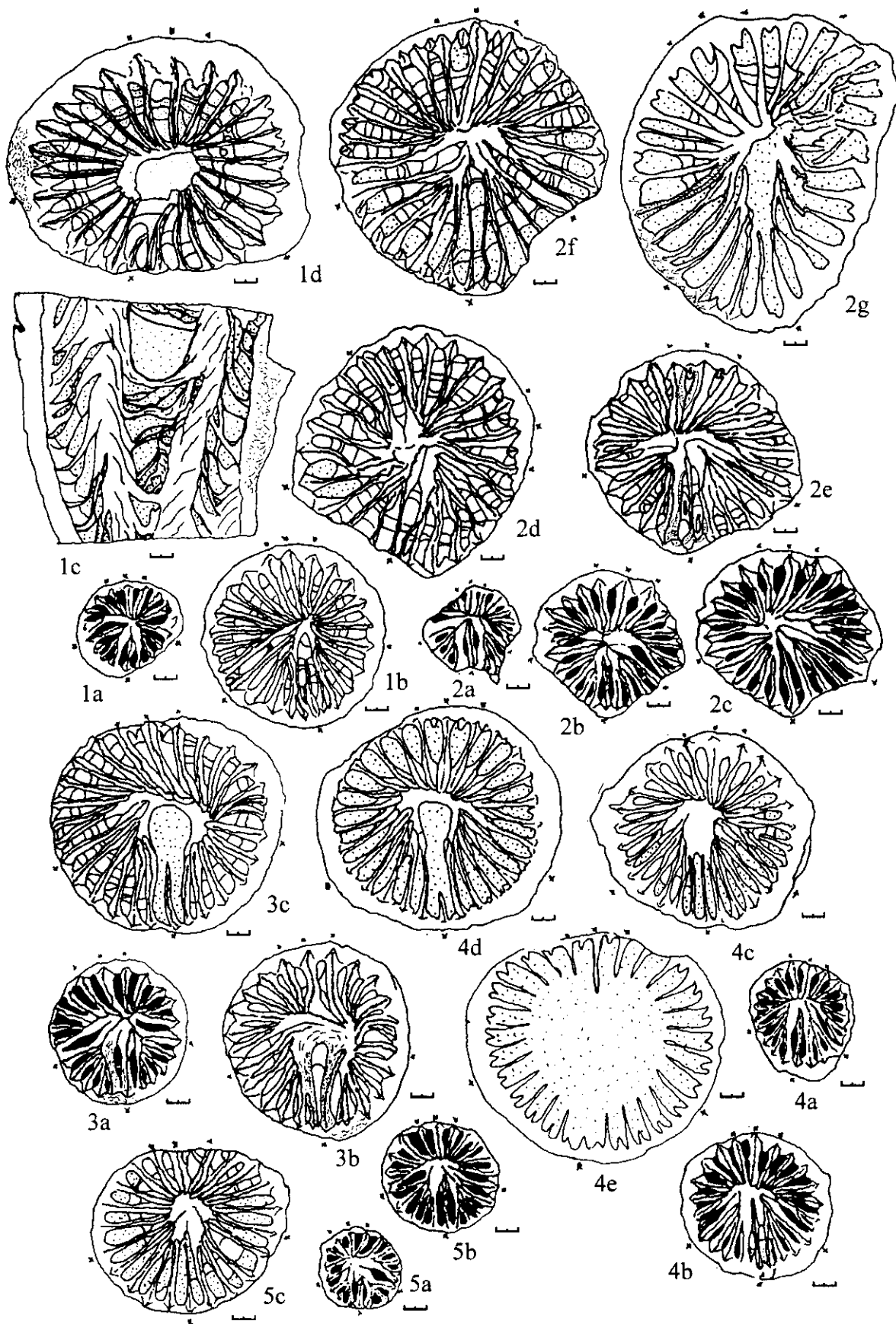
1a-d.- LAI-66 (grupo F, hacia *Soschkineophyllum?*), ejemplar con apertura axial y correlativa apertura del mesoplasma en el cáliz (ver esquema microestructural).

2a-g.- Ontogenia completa del ejemplar LAI-119 (grupo E, hacia *Claviphyllum?*), en el que se observan ciertas tendencias a la irregularidad en las longitudes septales que parecen indicar que este ejemplar es cercano a *Claviphyllum? sandoi*.

3a-c.- LAI-20 (grupo F), ejemplar del grupo, con disposición asimétrica.

4a-e.- LAI-27 (grupo F), ejemplar del grupo, en el que observamos la tendencia a una mayor longitud del septo antípoda en el cáliz.

5a-c.- LAI-87 (grupo E, hacia *Claviphyllum? sandoi*) obsérvese la tendencia hacia un desarrollo fascicular.



T. fósula se refiere al tipo de fósula o más bien de fósulas, ya que se incluyen las alares. Hemos diferenciado varios tipos relacionados intimamente entre sí. "Delanuoai", corresponde a la típica en la especie de ese nombre e implica un pinnamiento máximo y fuertes refuerzos fosulares (estereoplasma que HUDSON, 1941, denominaba estereocolumnar a pesar de recorrer todo el reborde de las estructuras). "Arco" se refiere a una fósula cardinal de lados paralelos aunque levemente cerrada en el eje (forma de arco) y escaso desarrollo de las fósulas alares. "Key" se refiere a una fósula claramente cerrada en el eje y que puede dejar en el mismo una cavidad circular que da al conjunto forma de cerradura (las fósulas alares están muy reducidas). "Abierta" se refiere a una fósula de lados paralelos cuya región axial se abre considerablemente (las fósulas alares están muy reducidas). Entre todos los citados tipos existen tipologías intermedias que relacionan claramente unos grupos con otros. Esta variable es por supuesto una de las más importantes de todo el conjunto sobre todo unida al estado de desarrollo del Cardinal y a la localización de la sección.

Sept. C corresponde precisamente a la longitud del septo cardinal a lo largo de su fósula. Alto significa un septo Cardinal que cruza por completo toda la fósula. Medio significa que el septo Cardinal comienza a acortarse y se ha retirado de las paredes fosulares. Bajo indica el estadio final en el que septo aparece claramente reducido. El cardinal además puede cruzar la fósula asimétricamente (alto gir, significa alto y en diagonal, lo que implica un giro).

Radial. en este apartado hemos intentado significar el estado de desarrollo de la radialidad en la sección considerada. La radialidad está íntimamente asociada a la reducción y desaparición de las fósulas alares y por supuesto también al desarrollo en la forma de la fósula cardinal. Hemos distinguido tres estados para esta variable (alta, media y baja) queriendo significar principalmente la reducción de los huecos alares, ya que pueden desarrollarse disposiciones irregulares (no exactamente radiales) en las que dichos huecos también desaparecen, indicando en cierto modo el mismo proceso.

D. tábul. significa densidad del tabulario y mediante tres estados (alto, medio y bajo) se describe el mayor o menor desarrollo de dichas estructuras.

Gros. s. se refiere al grosor septal y también ha sido indicado mediante tres estados como en el caso anterior. Normalmente la relación entre el grosor septal y el tabulario es inversa, de modo que una mayor cantidad de tábulas implica adelgazamiento septal respecto a secciones anteriores del mismo ejemplar.

Un mayor desarrollo del tabulario y un descenso relativo del grosor septal también aparece en ejemplares de mayor longitud.

Micro. se refiere a la extensión de la capa externa fibrosa del estereoplasma septal que es de estructura tripartita. La extensión de dicha capa externa ha sido también descrita mediante tres estados (alto, medio y bajo) teniendo en cuenta que en los extremos tanto las capas interna (lamelar) o externa (fibrosa) del estereoplasma tienden a desaparecer. En algún ejemplar aparece LMC, que significa que las láminas medias han sufrido un proceso de apertura vermicular bastante escaso en el conjunto.

Fascic. se refiere al desarrollo de irregularidades tanto en la disposición septal (longitudes relativas de los metaseptos y simetría de los diferentes sectores) como en el trazado de los mismos, que puede llegar a ser bastante sinuoso. También hemos distinguido tres estados de desarrollo en este carácter.

Lado C, se refiere a la situación preferente de la fósula cardinal respecto a la curvatura, pudiendo ser, cóncavo, lateral o convexo (ver apartado de forma externa).

Grupo, por último, indica las relaciones del ejemplar con otros grupos dentro de todo el

plexo.

****E-3-3-2) Grupo B** (fig. 62-1, 3, 4 y 5 y lám. XV-8).-

En este grupo incluimos ejemplares cuya morfología es típica de la especie *Z. delanuoiei* (forma B1) junto con algunos otros algo más alejados (forma B2).

LAI-82 (fig. 62-2), LP1/7-27 (fig. 62-3), LP2/8-18 (fig. 62-4) y SSE/18-62 conforman el subgrupo B1. Con 8,5 a 10mm en la base del cáliz y 23 a 26 SM distribuidos en fórmulas en general asimétricas, con escasa aceleración antípoda.

Respecto a la asimetría de la fórmula, la disposición septal es simétrica y marcadamente pinnada, con fósulas reforzadas por tejido estereoplásmico bastante notable y regular. En SSE/18-62 (lám. XV-8), único ejemplar de ontogenia conocida, se observan las mismas características a lo largo de todas las secciones realizadas, si bien los refuerzos estereoplásmicos están más claramente definidos hacia el cáliz.

Los ejemplares LAI-22 (fig. 62-17), LP2/10-30 y LP1/7-33, que conforman el segundo subgrupo, están caracterizados por un mayor tamaño (hasta 12mm de diámetro) y una gran aceleración antípoda (principalmente los ejemplares de LP, que llegan a tener 8 metaseptos K). Los sectores cardinales quedan muy reducidos, y aunque las fósulas alares siguen presentes tienden a ser obliteradas por la gran curvatura que adquiere la región axial de la fósula C. Además existe una gran profusión de tábulas, el trazado septal se hace irregular y la disposición general pierde simetría. De estos tres ejemplares, LAI-22 es el más cercano al grupo F y puede ser considerado intermedio (entre B2 y F).

El ejemplar LP2/8-25 (fig. 62-5) es intermedio entre ambos grupos, muy cercano a LAI-22 y a LP2/8-18 respectivamente. El ejemplar LAI-6 es un ejemplar de pequeño tamaño con disposición general de tipo "delanuoiei" pero una fósula más bien cerrada axialmente (casi de tipo Key y por tanto intermedia con el grupo D). Pese a los 6mm de diámetro de la sección en la base calicular, el ejemplar ya muestra Km bien desarrollados, indicando que el ejemplar no es una forma juvenil de un individuo de mayor tamaño¹.

***E-3-3-3) Grupo C** (fig. 62-7, 6, 8 y 17; lám. XV-5).-

Los 11 ejemplares de este conjunto han sido reunidos en un mismo grupo por poseer una fósula cardinal en forma de arco, como la que puede observarse en las figuraciones de *Z. parallelus*. Las fósulas alares están muy reducidas y la radialidad varía de media a alta.

Los tamaños son pequeños a moderados, entre 8 y 9mm de diámetro y de 23 a 26 SM distribuidos en fórmulas septales en general asimétricas.

Varios de los ejemplares de este grupo (LAI-61, fig. 62-7, LAII/6-4, fig. 62-6, o LAI-13) llegan a desarrollar una disposición septal girada, de modo que los sectores tienen un desarrollo compensado y el septo cardinal atraviesa la fósula en diagonal.

En los ejemplares simétricos como LAII/6-3, o LAI-2 (fig. 62-8) se observan aún refuerzos fosulares similares a los del grupo anterior, aunque claramente reducidos debido al mayor desarrollo de la radialidad.

El septo cardinal, a pesar de ocupar una fósula similar a la de *Z. parallelus*, no se desarrolla del mismo modo, quedando acortado solamente en la base calicular y no antes como

Los Km siempre aparecen, en aquellos individuos de ontogenia conocida, un poco antes de la base del cáliz. Así, ejemplares con mayores diámetros (por ejemplo formas entre 10 y 12mm de diámetro) no desarrollan Km hasta los 9-11 mm. Esta observación, que puede ser contrastada con las secciones seriadas figuradas y con los datos de la tabla, parece indicar que la aparición de los Km son un buen indicador de la madurez alcanzada por el individuo, en realidad mejor que el tamaño de la sección.

es típico en la citada especie.

Los estadios fosulares previos a la fósula en arco de la base calicular, son, como podemos observar en el ejemplar LAII/6-3, de tipo B1. Este punto debería ser mejor contrastado con la realización de cortes seriados en algunos ejemplares más.

El crecimiento de los septos menores muestra una variación peculiar. En general están poco desarrollados, siendo éste, el grupo con una menor aparición de Km de todos los estudiados. Sin embargo tres ejemplares (LAI-25, LAI-13 y SSE/18-50), en todo comparables a los demás, muestran una aparición de Sm inusual, que en el caso de LAI-13 y SSE/18-50 (lám. XV-5b), son contratingentes, adosados al mayor adyacente.

Los ejemplares de este grupo, principalmente aquellos más simétricos, son quizás cercanos a formas del grupo F, como LAI-23. Dado el escaso desarrollo de los Km al que antes hacíamos mención, ejemplares como LAI-2 (principalmente aquellos menos radiales) y otros similares, podrían ser considerados formas juveniles del citado grupo F.

*3-3-4) Grupo D.-

Los 14 ejemplares incluidos en este grupo han sido relacionados por poseer una fósula cerrada y triangular de tipo key, similar a la que es típica en la especie *Z. constricta*.

De todos ellos al menos seis, muestran caracteres intermedios en el contorno fosular respecto a la forma anterior en arco (ver tabla), indicándonos que ambas variedades muestran un amplio margen de solapamiento.

Esto último afecta también al rango de tamaños, número septal y fórmula que se mueven en los mismos intervalos, mostrando así mismo tendencias a la asimetría en la distribución septal de los cuadrantes. La radialidad, sin embargo, llega a tener un mayor desarrollo aunque la diferencia no es muy acusada.

El cáliz en este grupo es marcadamente profundo (casi todos los casos llegan a 1/2) y es difícil encontrar el corte bueno en donde comienza el relleno sedimentario de la fósula que marca la verdadera base. Esto hace que la mayoría de los ejemplares muestren un septo cardinal acortado en los cortes que supuestamente deberían corresponder a dicha zona.

Por lo general dichos cortes son algo más altos y, aunque harían falta más secciones seriadas, el septo cardinal tiene el mismo ritmo de retirada que en los grupos anteriores (ver por ejemplo LAI-62 con un corte algo antes y otro algo después de la base). De este modo el Cardinal se mantendría largo hasta la misma base calicular, con lo que el parecido con *Z. constricta* sólo se referiría a la forma fosular, pero no al desarrollo ontogénico del septo cardinal.

*3-3-5) Grupo E, hacia *Claviphyllum?* *sandoi* (fig. 62-13 y 22, fig. 63-2 y 5; lám. XV-1, 3 y 4).-

Los cinco ejemplares de este grupo son claramente heterogéneos y han sido reunidos para enfatizar la existencia de un cambio morfológico importante quizás relacionado con la génesis del grupo de *Soschkineophyllum?*-*Claviphyllum?*, más en concreto con *Claviphyllum?* *sandoi*.

Siguiendo la tendencia fascicular descrita para los ejemplares de mayor tamaño del subgrupo B2 (y en menor medida de algunos ejemplares de los otros dos grupos), estos cinco ejemplares son claramente irregulares y fasciculados, con un mayor desarrollo del septo K y una peculiar pérdida de la disposición pinnada de las secciones más apicales.

El ejemplar LAI-87 (XV-1 y fig. 63-5) es el más pequeño (variables numéricas comparables a los grupos C y D) mostrando asimetrías desde el primer corte, aunque la fasciculación no aparezca hasta la base del cáliz. Los cortes más bajos muestran un desarrollo tipo 'delanuoai', pero al llegar a la base del cáliz las asimetrías provocan quizás la formación de

fascículos que rompen la organización citada, a pesar de que la fósula queda cerrada hasta la misma base.

El ejemplar LAI-119 (fig. 63-2 y lám. XV-4), sobre el que han sido realizados numerosos cortes y que corresponde al ejemplar de mayor tamaño de todo el conjunto (hasta 14mm de diámetro por 45mm de longitud) muestra un desarrollo de tipo delanuei hasta los 10-11mm con un tabulario bien representado. A partir de este comienza un proceso de desestabilización similar al observado en el grupo B2 (en el que también eran abundantes las tábulas), en el que los septos se adelgazan y se hacen sinuosos diferenciándose en sus longitudes.

La forma de la fósula en este ejemplar es prácticamente todo el tiempo de tipo delanuei aunque en un corte intermedio el contorno se hace brucamente triangular y acortado, aunque volviendo posteriormente a su situación original. Esta observación referente a la posible reversión en la forma fosular indicaría que quizás el carácter es en nuestras colecciones de una importancia menor.

LAI-41 (fig. 22 y lám. XV-3), otro ejemplar de grandes dimensiones, es también fascicular, aunque tiene un aspecto diferente al del ejemplar anterior, por su sección ovalada, su fósula en forma de arco y con fuertes refuerzos estereoplásmicos y la gruesa muralla externa que contrasta con unos septos que llegan a ser muy finos (el tabulario se observa mal). Este ejemplar (y en menor medida LAI-19, de tamaño más pequeño) muestran un mosaico de caracteres, mezcla de los demás grupos indicados.

El ejemplar LAI-17 (fig. 62-13) por último, es una forma intermedia con el grupo F, con el que tienen en común la forma abierta de la fósula, aunque la disposición es fascicular e irregular con un gran desarrollo del septo K y numerosas tábulas.

**3-3-6) Grupo F, hacia Shoschkineophyllum rodriguezi* (fig. 62, fig. 63 y lám. XV, varios ejemplares).-

Este grupo constituye quizás el conjunto mejor definido. La forma de la fósula es abierta y de lados paralelos, constituyendo una mezcla morfológica entre las fósulas de tipo arco y de tipo key. Así aunque la fósula es de lados paralelos como la primera, llega a abrirse axialmente como la segunda, aunque con una mayor amplitud (sería una "cerradura" rectangular en lugar de triangular).

Los ejemplares característicos del grupo resaltan por un tamaño mayor respecto a lo que es corriente en el género, de modo que se suelen alcanzar los 10 y 12mm (por 24-28 SM) en la base calicular (frente a los 7-8mm del resto de las especies). Esto no va acompañado de una mayor inserción septal, de modo que los valores se mantienen bastante estables, si cabe con un ligero aumento en la aceleración antípoda.

Aunque se han observado asimetrías en la disposición (ejemplares LAI-28 o LAI-20, fig. 62-9 y 10) éstas son más bien giros en la estructura siendo escaso el desarrollo de fasciculación. Sin embargo, al igual que pasaba en el grupo anterior, se observa una clara tendencia a un mayor desarrollo del septo K, que llega a ser prominente en el cáliz abierto (ver LAI-27, fig. 62-12).

Dentro del grupo hemos incluido varios ejemplares de tamaño intermedio entre los grupos C-D y este grupo F. Los ejemplares LAI-8, LAI-26 (fig. 62-16) y LAI-16 (fig. 62-18 y 21) tienen una fósula algo más cerrada, cercana a la del grupo D y LAI-23 (fig. 62-11) una fósula en arco cercana a la del grupo C.

Los septos menores no aparecen hasta el cáliz abierto, menos en el caso de los Km, que pueden observarse a partir de los 9-10mm de diámetro. Una vez aparecen los menores, son crestas septales sin contratingencia. Una excepción la constituye el ejemplar LAI-16 (intermedio con el grupo D) que pese a un menor tamaño desarrolla menores y éstos son ligeramente

contratingentes.

La ontogenia de las formas típicas (fig. 63-3 y 4) es similar a la descrita en grupos anteriores, con un gran desarrollo de la estructuración de tipo delanuei hasta algo antes de la base del cáliz (alrededor de los 10mm) de modo que el septo cardinal no está reducido. En este tipo de desarrollo de gran tamaño, radialidad moderada a alta y fósula abierta podemos incluir también dos de los ejemplares de SSE/18 (18-82 y 81).

Lo normal es que las estructuras septales sean de gran grosor y que las tábulas sean escasas e incompletas con excepción del ejemplar LAI-66 (fig. 63-1):

Dicho ejemplar, que llega a alcanzar 40mm de longitud por 13mm de diámetro y una forma más o menos cilíndrica, tiene un desarrollo interno peculiar. Así, hasta los 7mm su disposición general es pinnada, similar a la de otros ejemplares del grupo. Sin embargo a partir de este momento se produce un acortamiento del septo cardinal, que a 8mm de diámetro es de tipo "paralela" y que a 12,5 mm es de tipo "constricta-disjuncta", sin que aún hayamos llegado a la base calicular.

La zona axial de dicha fósula se abre dejando una región tabulada (lám. XV-9) que tiene, según podemos observar en la sección longitudinal un desarrollo aular (en ningún caso amplexoide). Todas estas transformaciones van acompañadas de una radialidad completa, gran grosor de la muralla y cambios microestructurales significativos (ver apartado de microestructura).

Pese a las citadas diferencias, este ejemplar no es interpretado como una forma diferente sino como la expresión de la formación de un hábito cilíndrico en el seno de un mismo grupo y se incluye por tanto en el grupo F dado que es en este grupo en el que las regiones axiales de las fósulas cardinales son más abiertas.

Otro ejemplar anómalo en su desarrollo calicular, es LAI-34 (fig. 62-15), aunque esta vez la anomalía pudiera ser de tipo patológico. Se observa que a partir de los 10mm de diámetro, la región axial es sustituida por una cavidad actualmente rellena por sedimento. Rodeando dicha cavidad el coral sigue desarrollándose, mostrando fósula cardinal, finales septales perfectamente definidos y gran profusión de tábulas.

Dicha cavidad que parece tener un contorno bastante regular, podría corresponder a la forma de algún parásito que se instaló en la citada región pero que no llegó a matar al ejemplar, como demuestra el hecho de que el crecimiento vertical continuó durante cerca de la mitad de la longitud total del coral y por la existencia de una región anular de sílice reemplazante que coincide con la patología (ver capítulos VIII-C-7 y VIII-C-11 de la Tafonomía).

*3-3-7) Grupos A y G (fig. 62-20 y lám. XV-10).-

El grupo A formado por cinco ejemplares, corresponde a formas pequeñas (no más de 7mm de diámetro) sin desarrollo de Km y sin una forma característica de la fósula en la base calicular.

Aunque necesitaríamos más cortes por debajo del cáliz para asegurar nuestras observaciones, pensamos que estos ejemplares son formas indeterminadas, que podrían corresponder a juveniles de cualquiera de los grupos citados ya que prácticamente no hay desarrollo de tábulas no se observan Km y el tamaño y las fórmulas septales son claramente menos desarrolladas.

Por contra el grupo G es una miscelánea de formas diferentes y/o mal representadas:

El último sugrupo (número 5) está compuesto por ejemplares que parecen ser *Zaphrentites* pero que están mal estudiados por falta de secciones (LAI-100 y 100' y también Gua/2-1) o por que el material es incompleto, con sólo el cáliz abierto (LAI-64) o sólo el ápice

(LAI-51). Hemos incluido además un ejemplar patológico (LAI/6-7) que podría pertenecer a alguno de los grupos principales, pero cuya retirada anómala de tipo anticardinal hace su asignación claramente dudosa.

Los restantes subgrupos están compuestos todos ellos por un sólo ejemplar:

El ejemplar SSE/18-25 (lám. XV-10), es una forma algo más abierta, casi trocoide, cuyo desarrollo interno es más propio de *Z. disjuncta*. Así, el contorno fosular se pierde tempranamente, a la par que se verifica una reducción anticipada del septo cardinal y un desarrollo más o menos amplexoide, desde al menos los 8mm de diámetro. Este ejemplar constituye el único caso evidente de este tipo de desarrollo en todo el conjunto estudiado.

El ejemplar LP2/8-9 es una forma grande con gran aceleración antípoda y ligera tendencia fascicular, que en la sección por debajo de la base calicular muestra un septo cardinal bastante notable. La microestructura es netamente lamelar con muralla externa fina y simple y algunos zig-zags ondulosos en el estereoplasma septal. El aspecto general sitúa este ejemplar entre el presente grupo y *Amplexizaphrentis? hispanica* que muestra caracteres similares pero mucho más desarrollados.

El ejemplar LAI-54, es una sección pequeña de un coral incompleto incluido en la roca. La sección muestra un septo K reducido respecto a los KL1. Dado que microestructuralmente como en la organización fasciculada del aparato septal el ejemplar no entra en el grupo de *Ufimia cerezoi* pensamos que quizás la reducción del septo K es de origen patológico, ya que por lo demás el ejemplar podría ser incluido en el grupo B descrito más arriba.

Por último, el ejemplar LAI-75, es una forma de pequeño tamaño, estrecha y de gran longitud, que en el corte estudiado muestra una disposición ligeramente allotropiophylloide, septos finos y Km. Parte de estos rasgos nos hacen pensar en *Z. lawstonensis*, aunque dicha especie no tiene la citada disposición allotropiophylloide.

***Microestructura.-**

La microestructura del grupo es sencilla de exponer y bastante regular, quizás por ello no han sido realizadas más láminas ultrafinas. El esquema típico es tripartito, con LMN completas hasta el cáliz y extensión variable de las capas lamelar y fibronormal externa respectivamente (fig. 64-39, 40 y 41).

Las LMN sólo llegan a sufrir alguna apertura incipiente en la parte más alta de los cálices de los ejemplares más maduros (LAI-119 o LAI-97, fig. 64-41). En cualquier caso dicha apertura es de tipo vermicular y nunca da lugar a aserramientos ostensibles.

El ejemplar más atípico respecto a lo dicho, es LAI-66, que según indicábamos con anterioridad, es una forma de desarrollo cilíndrico e internamente aular. Las LMN son estables hasta los 8mm de diámetro, que es cuando comienza a abrirse la región axial. A partir de ese momento las LMN se convierten en LMC vermiculares con un claro desarrollo hasta el cáliz (fig. 64-39 y 40).

Dado que el ejemplar LAI-119 alcanza la misma o mayor longitud y sin embargo no sufre ninguna apertura comparable hasta el cáliz abierto, debemos deducir que la apertura de las LMN está más en relación con la apertura axial que con dicha longitud.

En el resto de los casos la variabilidad de las LMN se circunscribe a que su trazado sea más o menos tortuoso. Una mayor proliferación de trazado tortuoso se da en ejemplares más irregulares y fasciculares como los del grupo B2 o los del grupo E. La tortuosidad si va acompañada de un buen desarrollo de la capa lamelar interna del estereoplasma, puede dar lugar a fenómenos de entrecortamiento, aunque ésto ocurre pocas veces.

Dentro del esquema tripartito, la variabilidad siempre se refiere a la extensión más o

menos grande de la capa fibrosa externa. Si observamos la tabla de variabilidad veremos que los casos de un mayor desarrollo de dicha capa coinciden con aquellos ejemplares de estructuras gruesas y gran tamaño (grupos E y F). La LU realizada en el ejemplar LAI-97, forma típica del grupo F nos muestra un desarrollo máximo de la citada capa.

Los refuerzos fosulares son sin embargo de clara naturaleza lamelar, siendo corriente el desarrollo de amplios zig-zags (ver LAI-41 del grupo E, lám. XV-3 o LAI-82 del grupo B1). Al respecto, existe una excepción, el ejemplar LAI-28, en la que el tejido fibronormal de una parte de los septos, se alterna en capas, rellenando el final axial de la fósula.

La muralla externa es también de naturaleza lamelar. Su estructuración no es simple, siendo corrientes los zig-zag más o menos angulares (muralla compleja) y más rara la formación de capas alternantes de tipo fibroso y lamelar en zig-zag (muralla compuesta).

Las tábulas se suelen formar a partir de la capa fibrosa externa y una gran proliferación de ellas coincide con ejemplares de septos adelgazados (LAI-119 en el cáliz o LAI-17) y ligeramente ropaloides.

***E-4) Discusión general para *Zaphrentites*.**

A pesar de que podemos reconocer formas similares a las especies clásicas inglesas entre nuestros ejemplares, parece evidente que una comparación entre plexos de variación equivalentes resulta claramente negativa.

La secuencia de especies (de *Z. delanuoey* a *Z. disjuncta*) definida por CARRUTHERS (1910), es reestudiada en detalle por HUDSON (1941) en su trabajo sobre otras dos especies nuevas (*Z. carruthersi* y *Z. precarruthersi*) del Namuriense de Mirk Fell Beds en Yorkshire. Dicho reestudio confirma los resultados de CARRUTHERS considerando que las conclusiones de éste constituyen uno de los casos más claros de serie filogenética bien documentada.

Dicho esquema, principalmente en lo que se refiere al estudio de las asociaciones encontradas entre la Lower y la Upper Limestone Series (desde la base del Viseense superior, zona D1, hasta entrado el Namuriense, zona E2) se caracteriza por una casi total ausencia de *Z. delanuoey*, una gran escasez de *Z. parallelus*, gran abundancia de *Z. constricta* y una abundancia cada vez mayor (de modo que llega a ser la forma predominante en la Upper Limestone) de *Z. disjuncta*.

Figura 64.- Formas externas y microestructura en *Zaphrentites* spp.-

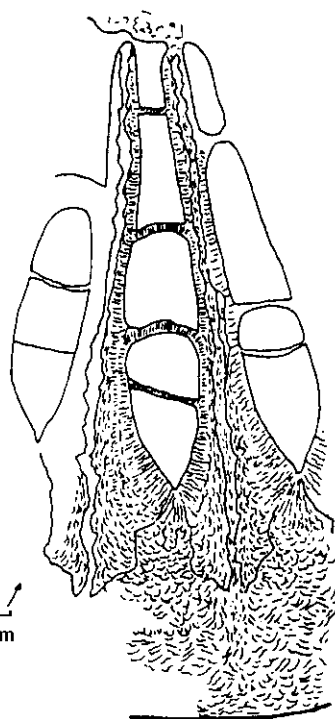
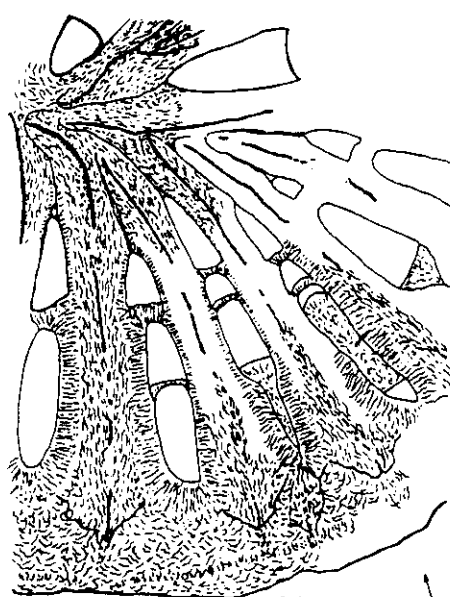
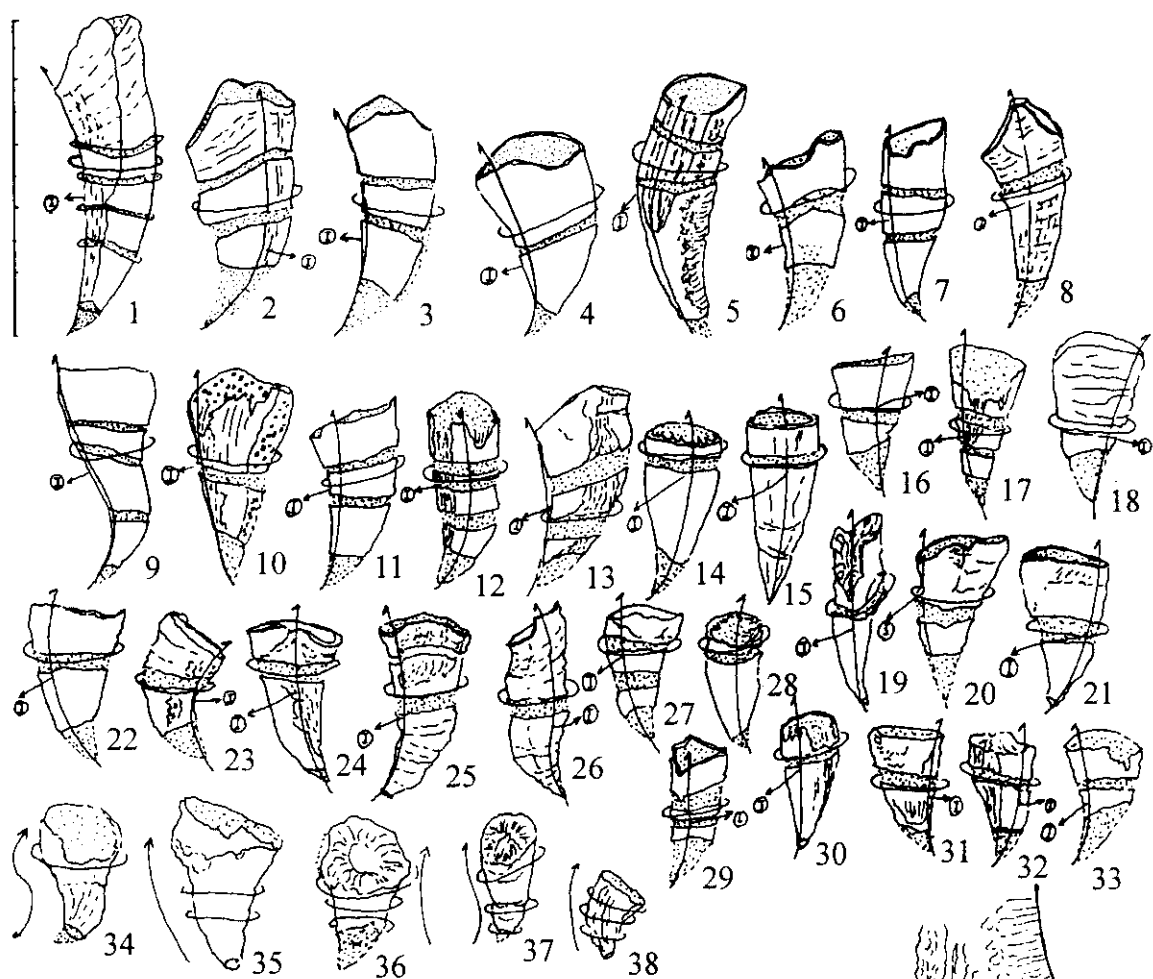
*Las formas externas están dibujadas a tamaño natural (reducidas a 90%) y en ellas se ha indicado el comienzo de la retirada del septo cardinal (una I encerrada en un círculo, y además la trayectoria que sigue la fósula, señalada por un flecha, las zonas punteadas corresponden a partes perdidas al hacer lámina delgada o que no se han conservado). Desde la figura 1 hasta la 38, ejemplares cuyas siglas son las siguientes (por orden numérico creciente):

LAI-119; LAI-41; LAI-94'; LAI-97; LAI-66 (ejemplar con apertura axial); LAI-28; LAI-95; LAI-33; LAI-42; LAI-94; LAI-96; LAI-34; LAI-61; LAI-20; LAI-27; LAI-82; LAI-98; LAI-100; LAI-16; LAI-21; LAI-86; LAI-26; LAI-25; LAI-22; LAI-30; LAI-17; LAI-62; LAI-23; LAI-13; LAI-2; LAI-14; LAI-19; LAI-74; SSE/18-81; SSE/18-82; SSE/18-62; SSE/18-50; SSE/18-25.

*Microestructura:

39 y 40.- Esquemas septales del ejemplar LAI-66 (forma con apertura axial del grupo F) con la microestructura antes y después de la apertura. En 39, podemos ver las LMN completas y la estructura tripartita, con muralla en zig-zag angular. En 40, se observa una apertura franca de los septos, que se han adelgazado y ya no muestran una organización tripartita evidente, la muralla externa llega a estar bastante engrosada.

41.- Detalle microestructural del ejemplar LAI-97, donde observamos la muralla externa en zig-zag angular y la base tripartita del septo (este es un segundo ejemplar con una tímida apertura del mesoplasma).



Si consideráramos que nuestros grupos con forma de fósula *delanuoiei*, en arco y key son equiparables a la estructura de *Z. delanuoiei*-*Z. parallelus*-*Z. constricta* tendríamos una asociación más bien similar a la descrita para el Viseense inferior (zona C1 y C2) de Liddesdale en medio del Grupo Cementstone. Dicha asociación se caracteriza por la gran abundancia de la forma *Z. parallelus* y por las primeras apariciones de *Z. constricta* así como una total ausencia de *Z. disjuncta*. Sin embargo parece claramente establecido que todos los afloramientos estudiados por nosotros son de edad Viseense superior.

Cabe sin embargo la posibilidad de que nos estemos refiriendo a un conjunto de formas diferentes a las observadas en la cuenca Escocesa.

De hecho ninguna de las aparentes convergencias con las especies clásicas es completa. Las diferencias más evidentes, dentro del mismo esquema filogenético inglés, se refieren a la evolución del septo cardinal y al desarrollo de un espectro de variabilidad mucho más amplio, difícilmente entendible en el citado esquema.

Así, en casi ningún caso, el septo cardinal se retira antes de la base calicular, de modo que para este carácter todos los grupos distinguidos entrarían únicamente en *Z. delanuoiei*, especie que sólo es numéricamente predominante en el Tournaisiense².

Dado que el conjunto es tan ampliamente variable y tan ciertamente alejado de la definición de *Z. delanuoiei*, cabe considerar que estamos ante un grupo diferente, caracterizable principalmente por el escaso desarrollo de aperturas axiales³ y una mayor variabilidad en los tamaños y las tipologías de la disposición septal, simetría y forma de las fósulas.

La mejor manera de entender la variabilidad del conjunto es quizás, tener en cuenta las posibles relaciones con los demás grupos taxonómicos que se desarrollan en los afloramientos estudiados, así como la distribución del grupo en los mismos.

En primer lugar debemos considerar la relación con las formas pinnadas de *Ufimia*, ya que especies cercanas a *U. cerezoi*, como por ejemplo *Ufimia shumerensis* HUDSON 1944, del Namuriense de Yorkshire (especie que recoge la variedad "tachylasmoide" de *Zaphrentites disjuncta*) fueron incluidas en un principio en el mismo plexo de variación que el resto de especies de *Zaphrentites*.

En nuestro caso, la relación entre *Zaphrentites* sp. y *Ufimia cerezoi* parece ser de sustitución e incluso exclusión en los afloramientos de La Alameda, unidad 4 y Las Pilitas, unidad 6, en los que ambas especies son respectivamente las más abundantes (esto significa que cuando una aparece la otra está ausente).

Ya que *Zaphrentites* se registra principalmente en la unidad estratigráficamente anterior y es además el grupo aparentemente menos derivado, podríamos pensar que *Ufimia cerezoi* evoluciona directamente del mismo. Sin embargo una comparación más detallada de los rasgos importantes de ambos grupos parece chocar con esta conclusión.

Así, donde *Zaphrentites* muestra una muralla lamelar compleja, *Ufimia cerezoi* desarrolla una muralla lamelar simple sin el más mínimo atisbo de zig-zag angulares. Igualmente, la microestructura lamelar con fuerte desarrollo de diedros y finales septales lamelares de tipología ropaloide típicos en *Ufimia cerezoi* nunca llegan a observarse en *Zaphrentites*, que muestra más

A esta regla sólo existen dos notables excepciones, por un lado el ejemplar LAI-66 (grupo F), cilíndrico y aular, que atraviesa un estadio típico de *Z. parallelus* a partir del comienzo del desarrollo aular y el ejemplar SSE/18-25, claramente separado del grupo principal y que efectivamente sí podría corresponder a un verdadero caso de *Z. disjuncta*.

Las aperturas axiales podrían ser consideradas las responsables de la variabilidad observada en las asociaciones estudiadas por CARRUTHERS, principalmente en lo que se refiere a la evolución del septo cardinal y no tanto a la forma de la fósula, que es más bien función de la radialidad de la disposición septal (este autor siempre asumió que ambos rasgos estaban, por el contrario, íntimamente unidos).

claramente una organización tripartita.

Las diferencias no son sólo microestructurales. De hecho la única tendencia de diferenciación septal observable en *Zaphrentites* (aunque sea de un modo tan sólo incipiente) implica en todos los casos un mayor desarrollo del septo K (en lugar de la reducción que deberíamos observar si la relación con *Ufimia* fuese cierta).

Todo esto rápidamente nos hace pensar en el grupo de *Soschkineophyllum?*-*Claviphyllum?*, que muestra un gran desarrollo del septo K y caracteres microestructurales similares, aunque siempre con una variabilidad más amplia.

Las diferencias entre las formas menos derivadas de *Soschkineophyllum? rodriguezi* con algunas de las tipologías de *Zaphrentites* sp, más en concreto aquellas con un mayor desarrollo del septo K (grupo F), parecen escasas, circunscribiéndose únicamente a la diferenciación en las longitudes septales y la apertura aserrada de las LMN, rasgos que admiten graduación en el plexo de *S.? rodriguezi*.

En cambio otras formas con una mayor longitud del septo K dentro del grupo de *Zaphrentites* (grupos B2 y E), muestran fasciculación e irregularidad en el trazado septal que en conjunto tiende más a una disposición clavifiloide (es decir con los septos alares inconspicuos) que a una soschkineofiloide (con los septos alares conspicuos).

A parte de la relación bastante evidente con *Soschkineophyllum?*-*Claviphyllum?*, también existe cierto grado de correlación con *Saleelasma alta*, principalmente en la microestructura tripartita de los septos, la estructuración compleja de la muralla, la posibilidad de una disposición septal pinnada y el desarrollo de un septo K conspicuo. Los pocos ejemplares, como LAI-13 o SSE/18-50 (ambos del grupo C), que desarrollan septos menores contratingentes casi fundidos al mayor adyacente recuerdan también en este rasgo a *Saleelasma alta*.

Sin embargo son los rasgos más derivados una vez más los que diferencian los grupos; en el caso de *Saleelasma alta*, dichos rasgos son cardinal en el lado convexo, desarrollo de un tríada antípoda, bases septales dobles y elementos carenales, fenómenos peculiares de entrecortamiento de las LMN hacia el cáliz y la posesión de alteraciones periféricas en los ápices, rasgos ausentes en el resto de los grupos tratados.

Así, según parece, *Zaphrentites* sp. constituye un grupo heterogéneo de formas pinnadas, en el que podemos adivinar las tendencias que definen otros grupos genéricos con un mayor número de rasgos derivados. Estos grupos son principalmente *Soschkineophyllum? rodriguezi*, *Claviphyllum? sandoi* y en menor medida *Saleelasma alta* y *Ufimia cerezoi*.

Otras formas pinnadas o ligeramente antipinnadas de la Sierra de la Estrella, como son *Rotiphyllum* sp. aff *omalusi* o bien *Rotiphyllum? saleelasmiforme* son también similares a las formas del grupo B1 más parecidas a *Zaphrentites delanuoai*, aunque dicho parecido se debe más a un paralelismo en la disposición pinnada (rasgo que puede ser considerado primitivo) que a la relación más directa (de primitivo-derivado) establecida con el resto de los grupos citados.

Esta hipótesis explicaría la gran variabilidad observada en un conjunto de ejemplares obtenidos principalmente en un mismo afloramiento (La Alameda I) en el que además son más corrientes que en otras localidades formas de tendencia amplexoide (principalmente *Cania griffithoides* y *Maimonella varibilis*) por lo que no existen razones ambientales que expliquen la no aparición de morfologías amplexoides, que por otro lado son típicas en el plexo del "verdadero" *Zaphrentites* (*Z. disjuncta*) en edades similares de regiones no demasiado lejanas.

La importancia de esta explicación radica en su significado taxonómico. Por un lado relaciona intimamente formas en principio incluíbles en familias diferentes y alejadas y que por tanto deberían pertenecer a taxones más cercanos; y por otro pone en duda la validez del género,

que podría ser entendido como una inconsistencia por estar basado casi exclusivamente en caracteres morfológicos primitivos (pinnamiento) o ambientales (variedades abiertas de desarrollo verticalizado y morfología amplexoide o aular que implican un desarrollo cardinal determinado, pueden, como decíamos en el pie de página nº 3, ser interpretados como de origen ambiental, idea también manejada por el propio CARRUTHERS). Para dilucidar la cuestión de la validez del género sería necesario reestudiar la variabilidad de las colecciones originales y comprobar si realmente es tan escasa como se deduce de los estudios previos.

En este orden de cosas resulta lógico no elegir ninguna especie nueva para el conjunto, ya que aunque claramente interrelacionado, es difícil de definir (dicha definición sería demasiado extensa, dada la variabilidad) un conjunto que quizás es en cierto modo compuesto. Para dilucidar esta cuestión sería en este caso necesario realizar un estudio más profundo (secciones seriadas en todos los ejemplares y una mayor cantidad de secciones ultrafinas) del material estudiado por nosotros.

Tablas de variabilidad en *Zaphrentites* spp.

Sigla	Diam	Formul	N° sep	Sm	B caliz	T. fósula	Sept C	Radial	D lab	Gros s.	Micro	Fascie	Lado C	Grupo
LAI-41a	11.5	6-6-3-4	25	no	debajo	delanuoeci	alto	media	alta	bajo	fib bajo	alta		
b	14	7-7-4-4	28	Sm	encima	arco	bajo	media	baja	bajo	fib bajo	alta	convex	E
LAI-17	11.3	7-7-5-5	30	Km	base	arc-abiert	alto 1/2	media	alta	bajo	fib 1/2	alta	concav	E-F
*grupo F: formas grandes con fósula abierta, hacia <i>Sochidneophyllum?</i> rodríguezi														
LAI-8	7.5	6-5-3-3	23	no	debajo	delan-key	medio	media	media	medio	fib bajo	baja	convex	F-D
LAI-26	11.5	7-7-4-3	27	Km	base	key	medio	alta	baja	alto	fib 1/2	baja	lateral	F-D
LAI-16	9.5	5-5-3-3	22	Sm	encima	key	bajo	alta	baja	alto	fib alto	baja	lateral	F-D
LAI-23	10	6-6-4-4	26	Km	base	arc-abiert	medio	alta	media	medio	fib alto	baja	concav	F-C
LAI-77	8	6-6-4-4	26	Km?	encima	arc-abiert	bajo	media	baja	bajo	fib 1/2	baja	lateral	juvenil?
LAI-27a	5	5-5-3-2	21	no	debajo	delanuoeci	alto	baja	baja	alto	fib 1/2	baja		
b	7	6-6-3-3	24	no	debajo	delanuoeci	alto	baja	baja	alto	fib 1/2	baja		
c	9	6-6-4-3	25	no	debajo	delanuoeci	alto	baja	baja	alto	fib 1/2	baja		
d	10	7-7-4-3	27	no	base	abierta	alto 1/2	baja	media	alto	fib 1/2	baja		
e	11	7-7-4-3	27	Km	encima	abierta	bajo	media	baja	medio	fib 1/2	baja		
f	11.5	7-7-4-3	27	Sm	caliz	caliz	bajo	alta	caliz	bajo	LMC	baja	lateral	F
LAI-20a	6	4-4-4-4	22	no	debajo	delanuoeci	alto	baja	baja	alto	fib bajo	baja		
b	8.5	5-5-5-5	26	no	debajo	abierta	alto	media	media	alto	fib bajo	gro		
c	11	6-5-5-5	27	Km	encima	abierta	medio	media	alta	medio	fib bajo	gro	convex	Fgro
LAI-97	12	8-7-3-4	28	Km	encima	abierta	bajo	media	baja	alto	fib alto	baja	concav	F
LAI-281	12.5	7-7-4-3	27	Sm bj	encima	abierta	bajo	media	baja	alto	fib alto	gro	lateral	Fgro
LAI-34a	10	5-5-4-4	24	Km	debajo	abierta	alto	alta	alta	medio	fib 1/2	baja		
b	12	7-6-7-4	24	Sm bj	anómalo	hueco	medio	alta	alta	medio	fib 1/2	baja	concav	F
LAI-66a	4.5	4-4-2-2	16	no	debajo	delanuoeci	alto	baja	baja	alto	fib bajo	baja		
b	7.3	6-4-4-4	24	no	debajo	abierta	medio	media	alta	medio	fib bajo	baja		
c	12.5	6-6-4-5	27	Km	debajo	hueco ax.	bajo	alta	alta	medio	LMC	baja	lateral	Faular
LAI-95a	5	3-4-3-3	19	no	debajo	delanuoeci	alto	baja	baja	alto	?	baja		
b	8.3	5-6-4-4	25	Km bj	debajo	arco	alto	media	alta	medio	?	baja		
c	11.5	6-7-5-4	28	Sm bj	encima	caliz	bajo	alta	caliz	caliz	?	baja	lateral	F
LAI-90a	9.5	6-6-5-4	27	Km	debajo	abierta	medio	alta	alta	medio	?	baja		
b	12	6-7-5-4	28	Sm bj	encima	abierta	bajo	alta	caliz	caliz	?	baja	concav	F
LAI-94'	10.5	6-6-4-4	26	Km	base	abierta	medio	media	media	alto	?	baja	concav	F
SSE 18-82a	3.5	3-3-2-3	17	no	debajo	delanuoeci	alto	baja	baja	alto	fib 1/2	baja		
b	9.5	5-6-4-5	26	Km	debajo	abierta	alto?	media	baja	alto	fib 1/2	baja		
c	12	6-6-4-5	27	Km	encima	abierta	bajo	alta	baja	medio	fib 1/2	baja	concav	F
SSE 18-81	12	7-6-4-5	28	Km	encima	abierta	bajo	alta	baja	alto	fib 1/2	baja	concav	F
*grupo G: formas dudosas y/o mal caracterizadas														
1) ejemplar intermedio con A? hispanica														
LP2 8-9a	7	5-5-3-4	23	no	debajo	delanuoeci	alto	baja	baja	medio	fib bajo	media		
b	12	8-7-4-5	30	no	base	arco	bajo	media	baja	bajo	fib bajo	alta	concav	hispanica
2) ejemplar con desarrollo amplexoide, cercano a Z. disjuncta														
SSE 18-25a	7.5	4-4-4-4	22	no	debajo	arco?	medio	alta	alta	bajo	fib 1/2	baja		
b	9.5	5-5-5-5	26	Km	debajo	disjuncta	bajo	alta	alta	bajo	fib 1/2	baja		
c	13.5	6-6-5-5	28	Km	debajo	disjuncta	bajo	alta	alta	bajo	fib alto	baja	concav	disjunct
3) Ejemplar con tendencia hacia Uffimia														
LAI-54	7.5	5-4-4-4	23	Km	debajo	delanuoeci	alto	baja	baja	medio	fib bajo	alta	concav	Uffimia
4) ejemplar allotriophylloide, cercano a Z. lawsonensis														
LAI 75a	6	4-4-4-4	22	Km	debajo	allotrop	alto	media	media	bajo	fib 1/2	media	concav	Allotrop
5) ejemplares fragmentarios y mal caracterizados														
LAI 6-7	9.5	5-5-4-4	24	Km	debajo	anucard	alto	alta	alta	medio	fib 1/2	irregul	?	anómalo
LAI-64	10.5	8-6-4-3	27	Km	caliz	?	bajo	caliz	caliz	medio	stirn Z	alta?	?	anómalo
LAI-100	8	6-7-4-4	27											
LAI-100'a	7.6	5-5-4-4	24											
b	11	?												
LAI-51	4.6	3-2-3-4	18	no	debajo	delanuoeci	alto	baja	baja	medio	fib 1/2	baja	?	no caliz
GU'Ad	5	4-4-3-4	21	no	debajo	delanuoeci	alto?	baja	baja	medio	fib alta	baja	concav	no caliz

Tablas de variabilidad en *Zaphrentites* spp.

Slgla	Diam	Formul	N° sep	Sm	B caliz	F. fósula	Sept C	Radial	D lab	Gros a.	Micro	Fascic	Lado C	Grupo
*grupo A: formas juveniles														
LAI-5	6.7	5-6-4-4	25	Km bj	encima	indeterm	bajo	baja	baja	medio	fib bajo	baja	concav	juvenal?
LAI-6-2	6	5-5-3-3	22	no	encima	indeterm	medio	baja	baja	medio	fib bajo	baja	concav	juvenal?
LP2-10-1	6	4-4-3-3	20	no	encima	indeterm	medio	baja	media	medio	fib bajo	baja	concav	juvenal?
LP2-10-4	5	5-5-3-3	22	no	encima	indeterm	medio	baja	baja	medio	fib bajo	baja	concav	juvenal?
*grupo B: formas cercanas a <i>Z. delanuoei</i>														
LAI-6	6.2	4-4-3-3	20	Km	debajo	delan-key	alto	media	baja	medio	fib bajo	media	?	B1-D
LAI-82	8.5	5-4-4-4	23	Km	base	delanuoei	alto	baja	baja	alto	fib alta	baja	concav	B1
LP1-7-27	8.5	5-6-4-2	25	Km	base	delanuoei	alto	baja	baja	medio	fib 1/2	baja	concav	B1
LP2-8-18	10	6-6-4-4	26	Km	base	delanuoei	alto	baja	alta	bajo	fib 1/2	baja	lateral	B1
LP2-8-25	10.5	6-6-5-5	28	Km	base	abierta	alto	media	alta	bajo	fib alta	baja	lateral	B1-B2
LAI-22	10.5	6-6-4-3	25	Km	base	key-abiert	alto	media	alta	bajo	fib baja	alta	lateral	B2
LP2-10-30	10.5	8-8-5-5	32	Km	base	abierta	alto	media	alta	bajo	fib bajo	alta	lateral	B2
LP1-7-33	12	7-8-4-3	28	Km	base	abierta	alto	media	alta	bajo	fib bajo	alta	lateral	B2
SSE/18-62a	1.8	2-1-1-1	11	no	debajo	delanuoei	alto	baja	bajo	alto	fib bajo	baja		
b	4	4-3-3-3	19	no	debajo	delanuoei	alto	baja	bajo	alto	fib bajo	baja		
c	5.5	4-4-4-4	22	no	debajo	delanuoei	alto	baja	medio	medio	fib bajo	baja		
d	7	5-4-4-4	23	Km bj	base	delanuoei	alto	baja	bajo	medio	fib bajo	baja		
e	8.5	5-6-4-4	25	Km	encima	caliz	bajo	media	caliz	caliz	fib bajo	baja	concav	B1
*grupo C: formas con fósula en arco (cercanas a <i>Z. parallelus</i>)														
LAI-6-3a	5	3-4-3-3	19	no	debajo	delanuoei	alto	baja	baja	medio	fib bajo	baja		
b	7.5	4-4-4-4	22	no	debajo	delanuoei	alto	baja	baja	medio	fib bajo	baja		
c	8.5	5-4-4-4	23	Km	base	arco	alto	media	media	medio	fib bajo	baja	concav	C?
LAI-61	8.5	6-5-4-3	24	no	debajo	arco	alto gr	media	alta	medio	fib bajo	giro D	concav	C
LAI-6-4	8	6-5-5-5	27	no?	base	arco	1/2 gir	media	media	medio	fib bajo	giro I	lateral	C
LAI-30	9	6-5-3-3	23	Km?	base	arco	medio	alta	media	medio	fib bajo	baja	concav	C
LAI-4-2	8	6-7-3-7	24	Km?	base	arco	medio?	media	media	medio	fib bajo	media	lateral	C-E
LAI-25	9.2	5-5-3-3	22	Sm Bj	encima	arco	?	alta?	?	bajo	fib bajo	?	concav	C
LAI-74	9.2	5-5-5-5	26	Km	encima	arco	medio	media	baja	bajo	fib bajo	baja	?	C
LAI-2	8.5	5-5-4-3	23	no	encima?	arco	bajo	alta	bajo	bajo	fib bajo	baja	lateral	C
LAI-13	8.5	5-6-4-4	26	Ctrg	base	arco	1/2 gir	alta	media	media	fib bajo	giro D	?	C?
SSE/18-50a	6	4-5-4-3	22	no	debajo	delanuoei	alto	media	media	alto	fib 1/2	baja		
b	10	6-6-4-4	26	Ctrg	encima	arco	bajo	alta	baja	medio	fib 1/2	baja	concav	C?
LAI-98a	5.3	5-5-3-3	22	no	debajo	delanuoei	alto	baja	media	medio	?	baja		
b	7	5-5-4-4	24	no	debajo	arco	alto	media	alta	bajo	?	baja		
c	9.5	6-6-5-4	27	no	encima	caliz	bajo	?	caliz	caliz	?	caliz	lateral	C?
*grupo D: formas con fósula cerrada (cercanas a <i>Z. constricta</i>)														
LAI-7	7	5-5-3-3	22	Km bj	base	arco-key	medio	baja	?	medio	fib bajo	baja	concav	D-C
LAI-1	7	5-5-5-5	26	Km?	encima?	arco-key	bajo	baja	?	medio	fib bajo	baja	lateral	D
LAI-9	8.7	5-6-4-4	25	Km bj	encima	key	bajo	media	?	medio	fib bajo	media	concav	D
LAI-21	8.5	5-6-4-4	25	Km	base	key	medio	media	media	bajo	fib 1/2	alta	convex	D
LAI-62	8.5	5-5-4-4	24	Sm	base	key	medio	media	media	medio	fib bajo	baja	convex	D
LAI-79	7.5	6-6-5-4	27	Km?	base?	key	medio?	alta	?	medio	fib bajo	alta	lateral	D
LAI-86	8.5	6-6-5-5	28	Sm bj	encima	key	bajo	media	baja	medio	fib bajo	media	convex	D
LP2-8-20	7.5	5-5-5-4	25	Km?	encima	key	medio	media	baja	bajo	fib bajo	media	lateral	D
LAI-81	8.5	6-6-4-3	25	Km	base	arco-key	bajo	alta	?	medio	fib 1/2	baja	concav	D-C
LAI-4-1	8.7	6-6-4-4	26	Ctrg Bj	base	arco-key	bajo	alta	?	bajo	fib bajo	media	concav	D-C
LAI-94	9.5	6-6-5-4	27	no	base	arco-key	medio	media	media	bajo	fib alto	media	concav	D-C
LAI-33	8.5	8-6-4-4	28	no	encima	arco	medio?	media	media	bajo	fib 1/2	media	lateral	C-D
LAI-14	8.2	5-6-4-4	25	Km bj	encima	arco	bajo	media	?	medio	fib bajo	baja	lateral	C-D
LAI-4-2a	4	2-3-2-1	14	no	debajo	delanuoei	alto	baja	baja	medio	?	baja		
b	7	4-6-4-4	24	no	debajo	arco?	alto	media	alta	bajo	?	media		
c	9.3	7-6-4-4	27	Km	base	arco?	medio	media	alta	bajo	?	alta	concav	D-E
*grupo E: formas irregulares, hacia <i>Claviphylum? sandoi</i>														
LAI-87a	3.8	3-4-3-3	19	no	debajo	delanuoei	alto	baja	baja	alto	fib bajo	media		
b	5.3	4-4-4-4	22	no	debajo	delanuoei	alto	baja	media	alto	fib bajo	baja		
c	7.7	4-4-4-4	22	no	base	delan-key	alto	media	media	medio	fib bajo	media		
d	8.6	4-4-4-4	22	Km bj	base	delan-key	medio	media	media	medio	fib bajo	media	concav	B2-E
LAI-119a	4.5	5-5-3-3	21	no	debajo	delanuoei	alto	baja	baja	alto	fib 1/2	baja		
b	7	5-5-4-3	23	no	debajo	delanuoei	alto	baja	baja	alto	fib 1/2	baja		
c	8.5	5-6-4-3	24	no	debajo	delanuoei	alto	baja	media	alto	fib alto	media		
d	10	6-6-4-3	25	Km bj	debajo	delanuoei	alto	media	media	medio	fib alto	media		
e	11.5	6-6-4-3	25	Km	debajo	delan-key	alto	media	alta	medio	fib alto	alta		
f	12.5	6-7-4-4	27	Sm	base	delanuoei	alto	media	alta	bajo	fib alto	alta		
g	14.5	6-7-4-4	27	Sm	encima	arco?	medio	media	baja	bajo	fib alto	alta	concav	E
LAI-19	9.3	7-7-4-4	28	Km	encima	arco?	medio	media	?	bajo	fib bajo	alta	lateral	E

Capítulo VI-F

Grupo de *Sochkineophyllum*-*Claviphyllum*.

***F-1) Introducción general.**

Desde el comienzo del estudio de los CRSSD de Ossa-Morena, uno de los grupos más característicos ha sido sin duda el que incluimos bajo este epígrafe. Con anterioridad, el conjunto fue descrito dentro del género *Sochkineophyllum* (ver RODRÍGUEZ & FALCES, 1992), aunque ya entonces señalábamos que existían dos tipologías diferentes.

El análisis que desarrollaremos, está basado en un estudio más profundo de las colecciones de Los Santos, así como su contrapartida en la Sierra de la Estrella. Este estudio, con cortes seriados en todos los ejemplares (83 especímenes) y láminas ultrafinas seleccionadas entre la variabilidad, nos va a permitir discutir el valor de los rasgos que definen el género del Carbonífero inferior, *Claviphyllum*, HUDSON, 1942a e introducimos de lleno en la problemática del Homomorfismo en lo que respecta al género *Sochkineophyllum*, GRABAU, 1928, definido en el Pérmico.

Aunque en principio los citados géneros pertenecen a grupos filogenéticamente muy diferentes, la relación entre ambos ya ha sido señalada con anterioridad (ver FEDOROWSKI, 1973). Dicha relación no está aún solucionada quizás debido a que todas las citas de *Sochkineophyllum* en el Carbonífero inferior corresponden a material muy escaso y/o mal estudiado. En nuestra opinión dicha escasez no tiene porqué suponer que el plan de inserción tipo *Sochkineophyllum* sea escaso en las citadas edades. De hecho el grupo que aquí estudiaremos, está entre los más numerosos en nuestros afloramientos y como expondremos en las diferentes discusiones, existen razones para pensar que formas similares aparecen en otras regiones y que la escasez de citas se debe a que su estudio aún no habría sido realizado.

Por otro lado, la aparición de dicho plan de inserción no implica necesariamente que las formas que lo desarrollan pertenezcan al citado género, conclusión que habría de ser demostrada intentando discutir el verdadero valor de todas las diferencias observadas entre las especies genuinas del Carbonífero superior-Pérmico y las que aquí vamos a describir.

Si finalmente lográramos demostrar que *Sochkineophyllum* está restringido a las citadas edades, aún quedaría el problema de la utilización de *Claviphyllum*. Este género fue definido refiriéndose a un tipo de corales claramente relacionados con el grupo de *Rotiphyllum omaliusi*. Esta relación es inapropiada para nuestros ejemplares, pues aunque parte de ellos desarrollan tendencias similares a las observadas en *Claviphyllum* (fósula en el lado convexo y alares reducidos), otras muchas observaciones demuestran que tales desarrollos se han producido en corales que en nada recuerdan el citado grupo de *Rotiphyllum omaliusi*, también con un desarrollo muy notable entre nuestro material.

El desarrollo de los septos alares, esencial para la distinción entre *Sochkineophyllum* y *Claviphyllum*, es claramente correlacionable con la disposición septal. Así, una disposición pinnada con el septo cardinal en el lado cóncavo se relaciona con septos alares conspicuos, como en *Sochkineophyllum*, de modo que utilizamos dicha denominación para tales morfologías.

Sin embargo, cuando la disposición septal es antipinnada, con el cardinal en el lado convexo, los alares rara vez son predominantes e incluso pueden quedar reducidos, como es el caso de *Claviphyllum*, de modo que utilizaremos dicha denominación en el mismo sentido morfológico que en el caso anterior. En el primero de los casos diremos que los alares (junto al antípoda) son "directores del crecimiento". En el segundo caso diremos que el papel director de los alares está "amortiguado" por el tipo de disposición.

*F-2) *Sochkineophyllum* GRABAU, 1928, pg. 75

Diagnosis.- "Ceratoide/trocoide, moderadamente grande; epiteca con estrías longitudinales; cáliz moderadamente profundo, sin protuberancia axial. K prominente hasta el centro de la sección donde está a menudo engrosado, pero sin formar columnilla. Septos que no llegan hasta el eje, típicamente 7 engrosados, K, alares y 1 o 2 en cada cuadrante C o K y en todos los casos, los últimos de cada serie; en especies más primitivas, los engrosamientos son menos marcados. Cardinal corto; fósula bien marcada incluso en estadios tempranos. Tábulas bien desarrolladas, más o menos fuertemente arqueadas axialmente, a menudo irregulares y deprimidas en el intersepto Cardinal. Sin disepimentos. *S. artiense*: diámetro en el cáliz, 23mm ; mayores en el cáliz, 29; menores muy cortos o ausentes. Pérmico, Rusia." Tomado de COTTON 1984, pg 158 (diagnósis basada en parte en MOORE & JEFFORDS, 1941, pg 102).

*Comentario.-

Dentro de este género incluimos todas aquellas formas que en los estados adultos desarrollan una distribución septal coincidente con el plan de inserción de tipo *Sochkineophyllum* (Antípoda y Alares directores del crecimiento, diferenciación en las longitudes de otros metaseptos y Cardinal acortado), asociado a una evolución microestructural particular.

La mayoría de las especies genuinas de este género, poseen la zona cardinal o bien en el lado convexo o bien sin una localización preferente, pero en principio los septos alares son conspicuos en el desarrollo adulto.

En el caso de nuestros ejemplares sin embargo, los septos alares directores se correlacionan con disposiciones pinnadas y la fósula cardinal en el lado cóncavo. Si a ello le unimos un desarrollo notable de los Septos menores, marcadas diferencias en la microestructura así como la ya comentada diferencia de edad, empezamos a pensar que esta denominación sería incorrecta.

Esta duda la vamos a resolver en este caso utilizando el nombre genérico, pero seguido de una interrogación, al igual que haremos con *Claviphyllum*. En la discusión final referida a ambos grupos, intentaremos argumentar más detalladamente la elección de esta clasificación y no otra (por ejemplo, definición de sendos géneros nuevos).

* F-2-1) *Sochkineophyllum? rodriguezi*, sp. nov.

Sinonimia: incluimos en esta especie los ejemplares de *Sochkineophyllum* sp., variedad A, de nuestro trabajo anterior (RODRÍGUEZ & FALCES, 1992, pg. 179). Asociados a la misma, aunque con dudas debido a su escaso conocimiento, incluimos los ejemplares de la parte alta del Viseense medio (zona D1) de North Staffordshire (Inglaterra), descritos informalmente como "*Sochkineophyllum*" por HUDSON (1942b, pg. 83). De un modo similar pensamos que sucede con el ejemplar incompleto del Tournaisiense superior Alemán, descrito por SCHINDEWOLF (1942, pg. 94-96) como *Sochkineophyllum* sp. nov., no así con el ejemplar del Tournaisiense superior Polaco, clasificado por FEDOROWSKI (1973, pg. 102) como *Sochkineophyllum internectum* sp. nov. (ver discusión).

Derivatio nomini: El nombre está dedicado a Sergio Rodríguez, especialista español en corales rugosos del Carbonífero y director de esta Tesis.

Diagnosis: "CRSSD ceratoides, de tamaño medio (25-35 mm de longitud por 12-15 mm de

diámetro), curvatura suave y cáliz profundo. La zona cardinal se sitúa en el lado cóncavo. Internamente se caracteriza por un plan de inserción pinnado dominado por las mayores longitudes de los septos antípoda y alares y por la retirada temprana del septo cardinal, que ocupa una fósula profunda. Además se verifica un proceso heterogéneo de diferenciación en las longitudes de los demás metaseptos. El número septal a los 10 mm ronda los 26-28 septos mayores, el número máximo de septos no supera los 32. Menores desarrollados y contraclinados. Tábulas cónicas escasas y apuntadas hacia el eje. Microestructura septal tripartita, con LMN en cortes juveniles, que hacia el cáliz se abren completamente en LMC aserradas. Muralla en zig-zag lamelar".

Holotipo: Ejemplar LP2/8-60. El resto de los ejemplares recogidos en el nivel LP2/8 son considerados paratipos. Localidad tipo, Las Pilitas II, Cuenca de Los Santos, unidad 6, base del Viseense superior.

F-2-1-1) *Material.

De los 57 ejemplares que incluimos en la especie, 47 provienen de Los Santos y 10 del corte de la Sierra de la Estrella, en donde el grupo es claramente más escaso.

Estos ejemplares (junto con los de *Claviphyllum*?) conforman el conjunto más intensamente estudiado de todos los de esta Tesis, en cuanto a número de cortes en lámina delgada por ejemplar (todos los ejemplares fueron seccionados, con una media de cinco cortes transversales por cada uno). La intención de este proceder, se basa en que el grupo fue elegido al comienzo de nuestra investigación, para realizar con él un estudio de la variabilidad de los caracteres normalmente utilizados en las diagnósicos de CRSSD (aparición y desarrollo de septos menores y tábulas, retirada del septo cardinal, ritmo y velocidad de inserción, correlación entre morfología externa y variables internas, etc...). Por aquel entonces pensábamos que hacer el estudio con uno de los grupos, podría después ayudarnos a entender la variabilidad de los demás, e incluso evitar el tener que repetir dicho estudio con todos ellos.

En esta memoria no vamos a entrar en el análisis profundo de dichos datos, el cual ha de ser aún más extensamente elaborado. De momento nos contentaremos con hacer un análisis menos exhaustivo de la variabilidad, aunque suficiente para sacar conclusiones sobre la identidad del taxón propuesto.

Las siglas de los ejemplares estudiados son (el orden es el de niveles estratigráficos crecientes y en negrita, aquellos en los que hemos realizado LU):

*Los Santos. Ejemplares de la unidad 3: CA/24-3, CA/30-1. Ejemplares de la unidad 4: LAI-24, 29, 40, 85, 106, 114', 117; LAII/4-12, 15 y LAIII/4-2. Ejemplares de la unidad 5: LAII/6-5, 9, 10, 11 y LP1/3-1. Ejemplares de la unidad 6: MO4-sosh1; LP1/7-2, 3, 32, 42, 59; **LP2/8-1**, 2, 5, 11, 17, 31, 34, 44, 54, **60**, 61, 63, 64, 94, 113; LP2/9-9, 20, 24, 31, **35**, 38, 42, 43 y LP2/10-24. Total: 47 ejemplares.

*Sierra de la Estrella. **SSE/10-13**, **14**, 17; SSE/12-3; SSE/13-17, 19; SSE/15-2(?); SSE/18-83, 92 y SSE/24-?. Total: 10 ejemplares.

F-2-1-2) *Forma externa.

Corales de tamaño medio, curvatura suave y homogénea, cáliz profundo y forma general ceratoide. Muralla externa lisa. No se observan rejuvenecimientos y los procesos de adaptación al sustrato son escasos.

Variabilidad (estas valoraciones se basan en las tablas adjuntas, figs. 71 a 76 con los dibujos de las formas externas):

La variabilidad observada parece bastante continua de modo que no se pueden definir grupos morfológicos claramente diferenciados.

En general el tamaño medio observado en la colección es de 30 mm de longitud por 13

mm de diámetro máximo. El rango normal de variación (el 83% de los ejemplares) está entre 20-45mm de longitud y 11-17 mm de diámetro máximo.

Existen sin embargo varias excepciones a estos valores (el 6% del total). Ejemplares de desarrollo cilíndrico, con más de 60 mm de longitud y 18mm de diámetro máximo (LP1/3-1), o también ejemplares de pequeño tamaño (menos de 20mm de longitud y no más de 10 mm de diámetro) que no siempre pueden ser claramente interpretados como individuos juveniles (por ejemplo LP2/8-31, forma externa fig. 73).

La forma externa es más bien estrecha, variando de forma gradual, desde morfologías cilíndricas (aproximadamente el 25%, por ejemplo, LAII/6-9, fig. 72, y fig. 66-6) a trocoides (alrededor del 5%, por ejemplo, LP2/8-63, fig. 73 y fig. 65-7), correspondiendo el mayor porcentaje de casos a perfiles ceratoides (alrededor del 70%, por ejemplo LAII/4-15, fig. 71 y fig. 66-10). La curvatura aparece en la mayoría de los ejemplares, aunque en general es suave y sin grandes cambios en la dirección del giro. Un ejemplar extremadamente recto como SSE/10-14 (fig. 76, forma externa ceratoide de cáliz horizontal a 1/3 de profundidad) no puede ser considerado una excepción, sino más bien el extremo de la variación en cuanto al desarrollo de la curvatura.

Los cálices suelen ser profundos (la mayoría varía entre 1/2 y 1/3 de longitud total) aunque unos pocos casos corresponden a cálices someros (por ejemplo LP2/8-60, el Holotipo, fig. 73 y fig. 65-10). Estas excepciones suelen corresponderse con formas cilíndricas (de 15 ejemplares claramente cilíndricos, 12 no pasan de 1/3 de profundidad), aunque no todas las formas cilíndricas son de cáliz somero (por ejemplo LP1/3-1, fig. 72 y fig. 65-1), ni todos los cálices someros corresponden a formas cilíndricas (por ejemplo LAIII/4-2, fig. 71). Por otro lado parte de los cálices someros observados, quizás corresponden a una pérdida tafonómica parcial de dichas regiones.

La superficie del cáliz y del borde calicular suelen ser concordantes y horizontales, aunque siempre más deprimidas hacia el lado cóncavo (este detalle suele quedar remarcado en los cálices que han sufrido aplastamiento diagenético). Existe alguna excepción a esta observación, como el cáliz oblicuo de LP2/8-64 (ejemplar curvo, trocoide y de cáliz profundo, fig. 73 y fig. 65-11).

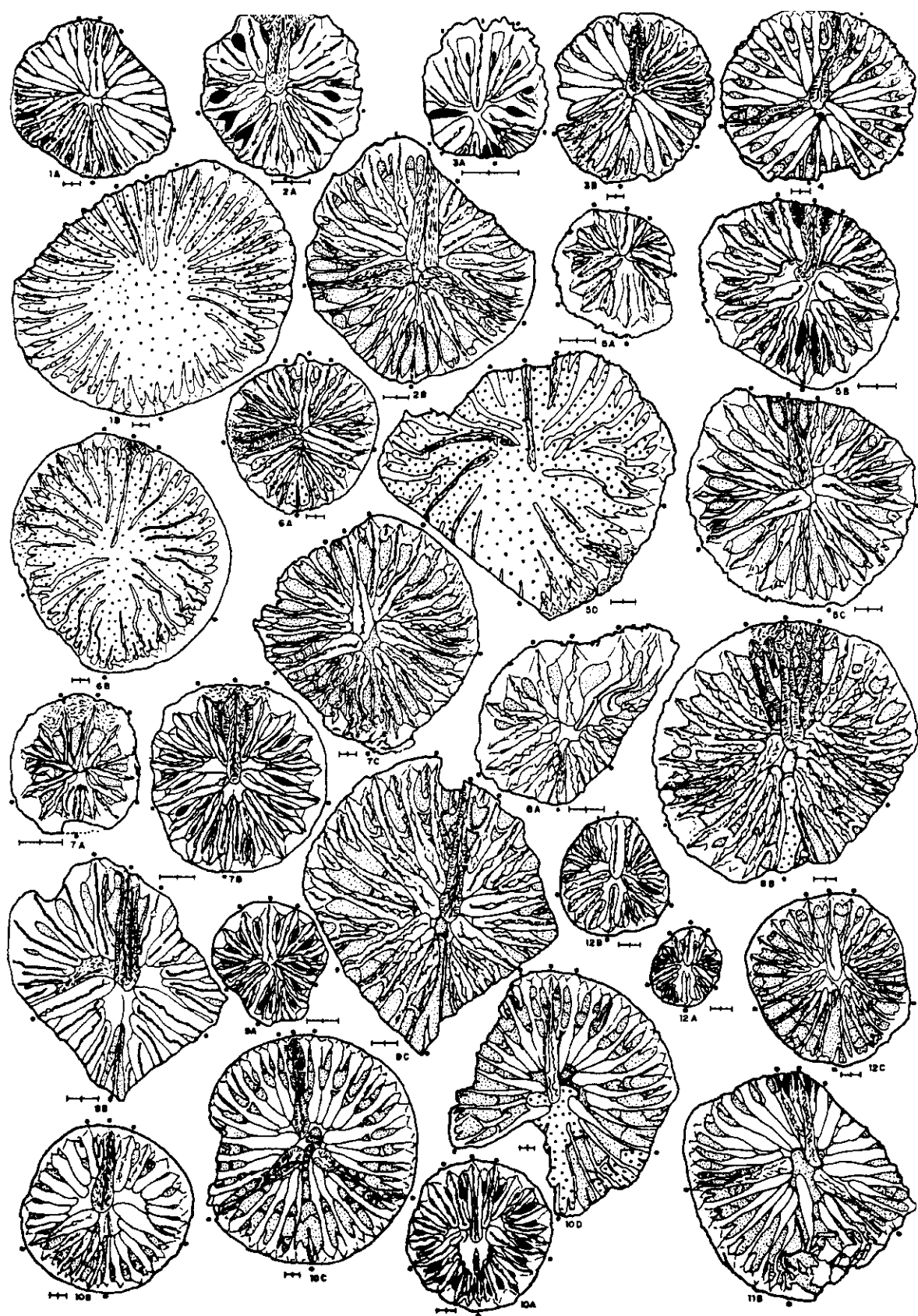
La muralla externa es lisa y fina sin que se observen grandes constricciones ni procesos de adaptación al sustrato. Las únicas excepciones a dichas características, son, por un lado el ejemplar LP2/8-44 (fig. 73 y fig. 65-8), con muralla externa ondulada y la región apical oval y deformada como respuesta a una adaptación local y por otro, el ejemplar LP2/9-43 (fig. 74 y fig. 66-1) con la muralla ondulada y un ápice oval y comprimido, quizás una cicatriz de fijación al sustrato, que aparece, al menos en una zona, relleno por sedimento.

*F-2-1-3) *Morfología interna.*-

Como se indica en la diagnosis, la morfología interna de esta especie se caracteriza por la evolución hacia el cáliz de una disposición pinnada que sufre un proceso de diferenciación en las longitudes septales. Dicho desarrollo está dominado por tres septos, el antípoda y los alares, y caracterizado a su vez por la reducción temprana del septo cardinal, situado en la zona cóncava.

Figura 65.- Morfología interna en *Sochkineophyllum? rodriguezi*, niveles 7 y 8 de Las Pilitas.-

- 1a-b.- LP1/3-1. 2a-b.-LP1/7-2. 3a-b.- LP1/7-59. 4.-LP1/7-32. 5a-c.-LP2/8-1.
6.- LP2/8-5. 7a-c.-LP2/8-63. 8a-b.-LP2/8-44. 9a-c.- LP2/8-94. 10a-d.- LP2/8-60 (holotipo).
11.-LP2/8-64. 12a-c.-LP2/10-24.
Las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.



*2-1-3-1) *Secciones apicales.-*

El estudio de secciones por debajo de los 5 mm de diámetro sólo ha sido posible en 22 de los 55 ejemplares estudiados y en sólo dos casos los cortes son inferiores a los 2,5 mm. Esta falta de datos debe principalmente a problemas de conservación de las regiones apicales, que aún en el caso de estar presentes suelen aparecer alteradas por procesos de afloramiento.

El esquema de distribución septal al que hacíamos mención, marcado por la dominación de los citados protoseptos y la reducción del cardinal, sólo se expresa claramente a partir de cortes por encima de los 3-4 mm.

En los cortes obtenidos de menor diámetro (2,5 mm en los ejemplares LP2/8-63, fig. 65-7a y lám. XVI-5a y LP1/7-59, fig. 65-3a), la morfología es aún indiferenciada, típicamente pinnada, con las láminas medias de los septos fusionadas (aún así, en citado corte a 2,5 mm, de LP2/8-63 observamos que ya el antípoda comienza a ser conspicuo).

Sin embargo, la existencia de variabilidad en la morfología de las secciones apicales parece estar realmente sugerida en varios de los ejemplares seccionados. Así parece observando las secciones a 5mm de LAII/4-15 o LAI-114' (fig. 66-10a y 9a respectivamente), que son claramente radiales, al ser comparadas con secciones del mismo espesor de ejemplares pinnados como LP2/8-63 o LP1/7-59 (fig. 65-7a y 3a respectivamente).

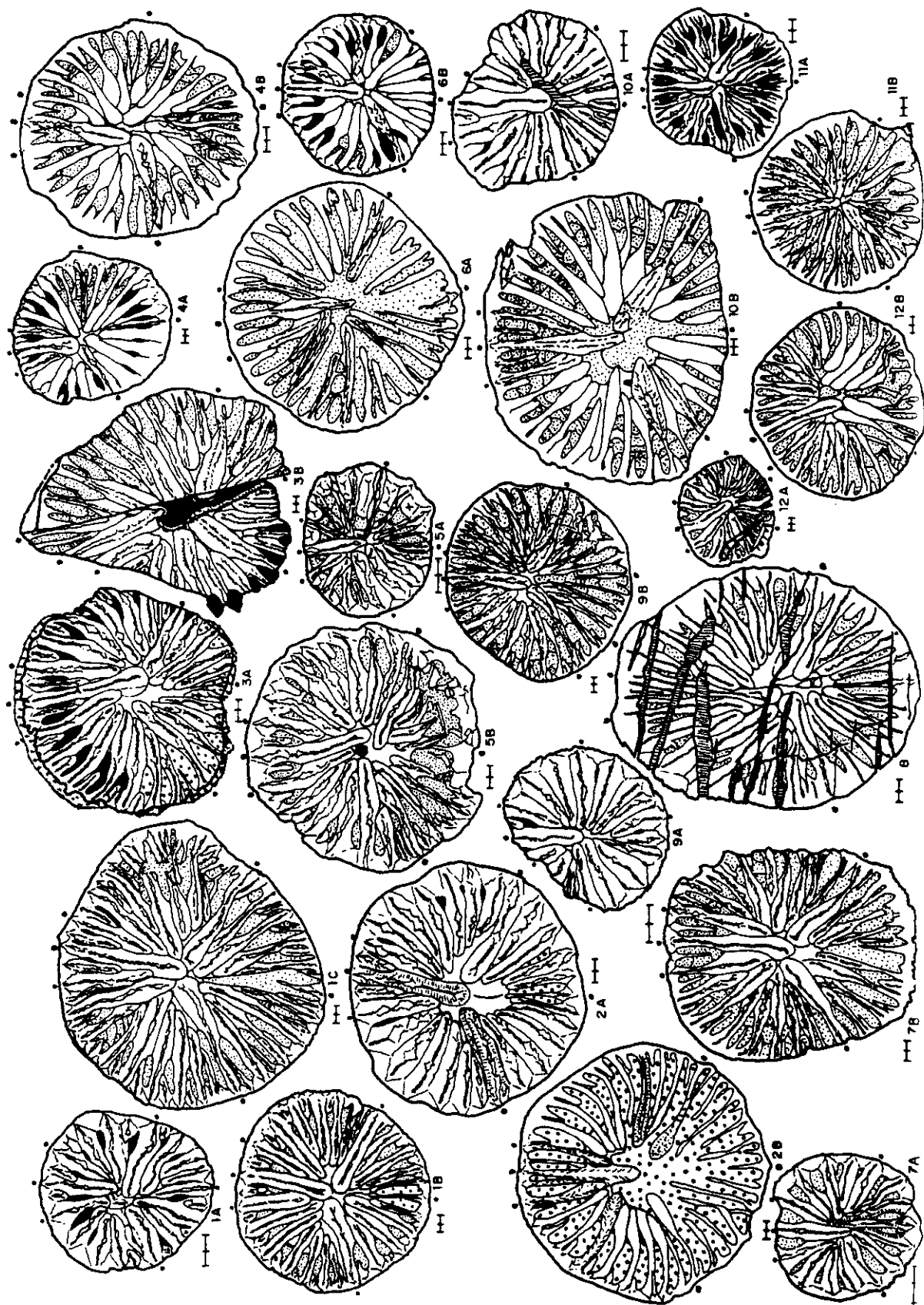
En otros ejemplares, como LP2/9-9 (fig. 66-5a), LP2/9-20 (fig. 66-4-a), LAI-99 (66-12a) o LP2/8-44 (65-8a), las secciones juveniles (entre 4-5 mm) son claramente irregulares. En los tres primeros, la irregularidad se debe a un desarrollo girado de la disposición que no desaparece hasta la base del cáliz, en el último caso, la deformación es local y se debe a un fenómeno de adaptación al sustrato.

El ejemplar LAII/6-11 (fig. 66-8) tiene una disposición levemente antipinnada desde el primer corte debido a que su fósula se desarrolla en el lado convexo (la convexidad del ejemplar es leve). Esto provoca, como en los casos de LAI-99, LP2/9-9 o LP2/9-20 (ejemplares girados), que los alares y el antípoda no dirijan tan claramente el crecimiento del aparato septal. LAII/6-11, es en cierto modo, intermedio con el grupo de *Claviphyllum? sandoi*, en el que habría sido incluido de no ser por los caracteres microestructurales en la base del cáliz, como veremos más adelante.

El ejemplar LAII/6-10 (fig. 66-7 y lám. XVI-6), aunque a partir de los 5 mm muestran un desarrollo pinnado similar al de la mayoría de los ejemplares, tiene una sección apical de 3,5 mm que muestra una distribución antipinnada, con un septo cardinal bastante desarrollado. En este ejemplar la curvatura es difícil de discernir aunque quizás el cambio en la geometría pudiera deberse a un cambio en la orientación de la región cardinal (más o menos convexa en la zona juvenil y cóncava en la zona adulta).

Figura 66.- Morfología interna en *Sochkineophyllum? rodriguezi*, niveles 9 y 10 de las Pilitas y ejemplares de La Alameda (unidades 4 y 6).-

1a-c.- LP2/943. 2a-b.- LP2/9-42. 3a-b.- LP2/9-35. 4a-b.-LP2/9-20. 5a-b.-LP2/9-9.
6a-b.-LAII/6-9. 7a-b.- LAII/6-10. 8.-LAII/6-11. 9a-b.- LAI-114'.
10a-b.-LAII/4-15. 11a-b.-LAI-85. 12a-b.- LAI-99.
Las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.



Las variaciones en la morfología de las secciones apicales que acabamos de describir quizás podría ser más completa si contáramos con mayor número de ejemplares con la región conservada. Aún así, las observaciones realizadas parecen indicar que dichas regiones de los corales también están sujetas a una variabilidad que anuncia las diferencias en aspecto de las secciones adultas, lo que en cierto sentido nos sugiere que tales variaciones, claramente heterogéneas, pueden ser interpretadas como intraespecíficas¹.

**2-1-3-2) Desarrollo en cortes por encima de los 5 mm. -*

En los cortes obtenidos entre los 3 y los 5 mm observamos que ya puede haberse establecido la predominancia del septo antípoda y los alares y que el cardinal ha comenzado a reducirse (ejemplar LP1/7-2, fig. 65-2).

Sin embargo una clara diferenciación e individualización entre los protoseptos puede retardarse considerablemente. En casos como el del propio holotipo (LP2/8-60, fig. 65-10 y lám. XVI-1), el desarrollo pinnado con fósulas marcadas y longitudes septales que decrecen gradualmente en cada cuadrante, se desarrolla hasta más allá de los 8mm. Lo mismo se observa en otros ejemplares de marcada morfología pinnada, en los que las LMN suelen estar fusionadas en los bordes fosulares hasta casi la base del cáliz (ver por ejemplo LP2/8-94, fig. 65-9 y lám. XVI-4).

Asociada a la diferenciación de los protoseptos, aparece también una diferenciación en la longitud de los demás metaseptos. Esta diferenciación no suele ser ostensible hasta las cercanías del cáliz, aunque el proceso puede comenzar mucho antes. Esta diferenciación en las longitudes septales, se caracteriza esencialmente por no ser simétrica y por carecer de regularidad de un ejemplar a otro. Así los cuadrantes antípodas izquierdo y derecho no muestran una diferenciación simétrica en ningún ejemplar de los estudiados y los cuadrantes cardinales, algo más simétricos, sólo lo son en un 25% de los casos.

De un ejemplar a otro, los septos reducidos no alcanzan regularidad mayor que la obligada por el número de septos insertado. Esto es más notable en los cuadrantes cardinales que tienen un número menor de septos (entre 4 y 5 metaseptos de media en cada cardinal). Así, con 4-5, metaseptos existen las siguientes posibilidades: se reducen Cl-2 y Cl-3, se reducen Cl-2 y Cl-4 o se reduce sólo Cl-3 o sólo Cl-2. A pesar de todo, normalmente las reducciones son graduales y aunque uno se reduzca respecto a otro, puede seguir siendo más largo que un tercero. También se da el caso de que una reducción septal cede el paso a la reducción del septo adyacente y así la fórmula de reducción septal puede llegar a ser diferente según el corte de un mismo ejemplar.

Figura 67.- Morfología interna en diferentes tipologías de *Soschkineophyllum?* principalmente provenientes de la Sierra de La Estrella.-

**Sochkinoephyllum? rodriguezi* en la Sierra de la Estrella:

3.- SSE/15-2. 4a-b.-SEE/12-3. 5a-c.-SSE/10-17. 9a-c.-SSE/10-14. 10.- SSE/13-17.

** Sochkineophyllum? rodriguezi* var. *gigante*, en la Sierra de la Estrella:

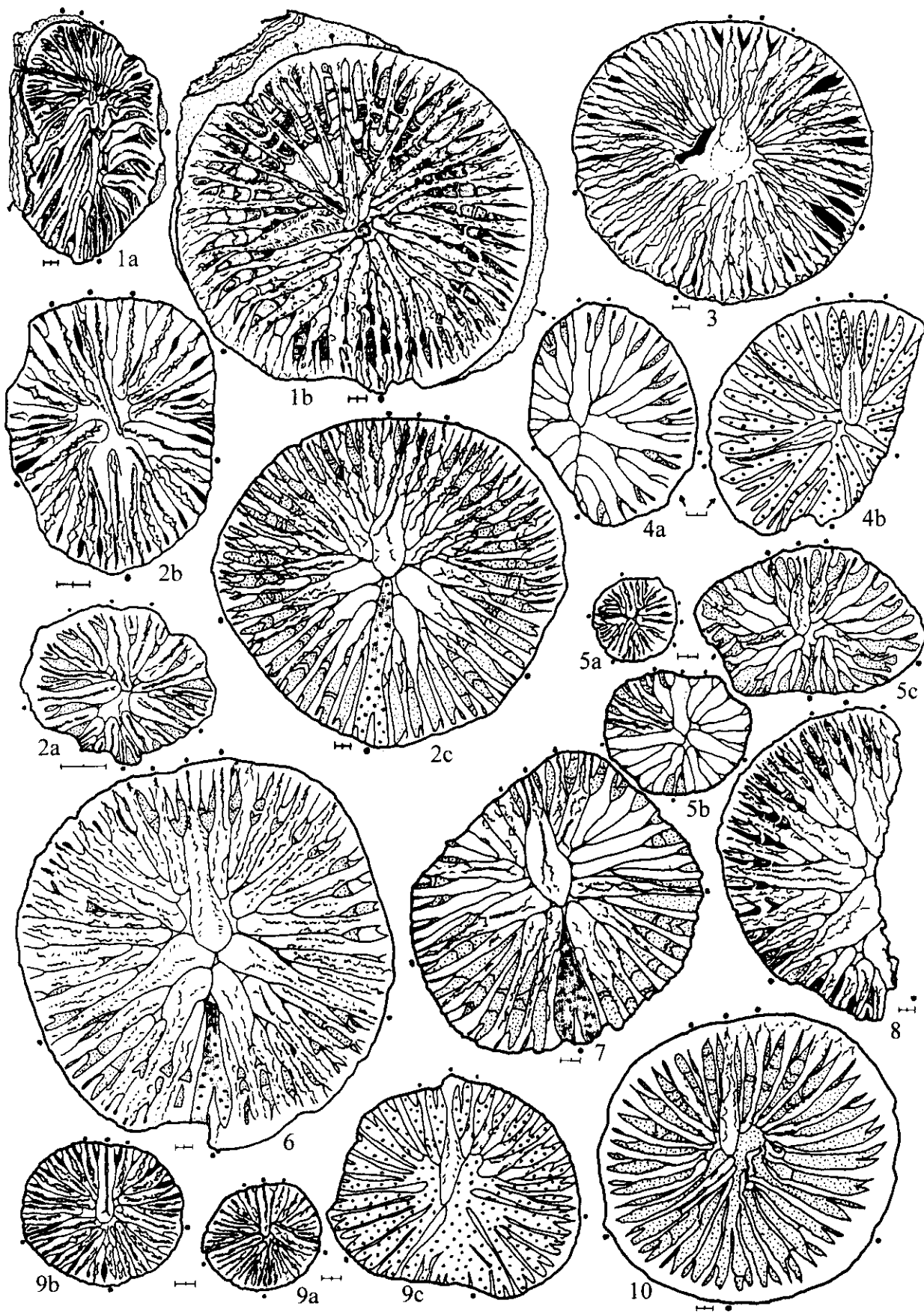
2a-c.-SSE/18-118. 6.- SSE/18-1. 7.- SSE/18-87. 8.- SSE/15-21.

**Sochkineophyllum? sp.*

1a-b.- SC/3-1, ejemplar de Sierra Cabrera.

Las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.

Estos datos concuerdan con los observados en otros géneros e implicarían que el estudio de las secciones seriadas para la caracterización de la ontogenia y la obtención de conclusiones respecto a la filogenia ha de ser realizado con mucha cautela y siempre desde el punto de vista poblacional.



La aparición de los distintos tipos parece producirse al azar, si bien, dado que el número de septos no es alto, los casos más corrientes son aquellos en los que se reduce un sólo metasepto.

Entre los cuadrantes antípodas el número de septos reducido puede ser mayor debido a que la inserción en dichos cuadrantes está acelerada respecto a los cuadrantes cardinales (se alcanzan a partir de un diámetro dado, entre 4 y 6 mm). Este mayor número de posibilidades de reducción septal es quizás el responsable de la falta absoluta de simetría y regularidad observada.

En cualquier caso las zonas reducidas en cada cuadrante suelen ser dos (70% de los casos) sea cual sea el septo afectado. En el 30% restante las posibilidades varían entre una sola reducción (ejemplares con menor número de metaseptos, entre 5 y 6 por cada cuadrante) hasta tres (ejemplares con mayor número de metaseptos, entre 8 y 9 por cada cuadrante).

Aunque el proceso de diferenciación se alcanza en todos los ejemplares incluidos en la especie, es notable señalar que la intensidad del proceso y el momento de su aparición declarada, son bastante variables.

Aunque la tendencia general es a una mayor diferenciación en las longitudes septales hacia el cáliz, existen algunas variaciones. Así sucede en ejemplares cilíndricos muy desarrollados, como LP1/3-1 (fig. 65-1), que con 10 mm de diámetro marca una diferenciación considerable, pero a medida que aumenta su diámetro dicha tendencia disminuye hasta desaparecer casi por completo en el cáliz (18 mm de diámetro).

Otro ejemplar en el que esta observación es muy notable es SSE/15-2 (fig. 67-3). Este ejemplar sólo conservaría, del proceso de diferenciación, el septo antípoda, siendo el resto de los septos iguales en longitud, de modo que si no fuera por otros caracteres, como son los microestructurales, dicho ejemplar difícilmente podría ser incluido en la especie, máxime si tenemos en cuenta que sólo se conserva la región calicular del ejemplar (por esta razón el ejemplar es incluido, pero con interrogación).

Esta amortiguación del proceso de diferenciación puede tener que ver con el desarrollo cilíndrico tan acusado que se observa en ambos ejemplares. Esto concuerda con el aspecto de la diferenciación también amortiguado, en ejemplares como LP2/8-60 (fig. 65-10), de hábito cilíndrico, pero que no alcanzan el tamaño y la longitud de los ejemplares citados arriba.

Otros ejemplares que muestran un menor desarrollo de la diferenciación son aquellos extremadamente pinnados como LP2/8-94 (fig. 65-9 y lám. XVI-4). Sin embargo en este caso lo que sucede es que el pinnamiento tan acusado retarda la aparición de la diferenciación hasta la misma base calicular, en la que los septos se individualizan. Por tanto ambos casos son en realidad opuestos.

Una de las razones por las que LP2/8-60 ha sido elegido como holotipo de la especie es precisamente el hecho de que este ejemplar muestra a la perfección ambas posibilidades dentro de su propia ontogenia, demostrando así que dichas diferencias serían intraespecíficas. Observamos así una fase pinnada bastante notable (desarrollada al menos hasta los 10,5 mm de diámetro) seguida por una amplia región de desarrollo cilíndrico en la que se verifica una total diferenciación septal seguida de una posterior amortiguación (esta fase ocupa las tres cuartas partes del coral, alcanzando solamente los 15 mm de diámetro máximo).

En cuanto al número máximo, distribución y densidad septal las variaciones son paralelas a las de la diferenciación en las longitudes (ver tablas de variabilidad de las fig. 71 al 76). Así lo más corriente es que el desarrollo septal por cuadrantes sea asimétrico en cuanto al número de septos insertado en cada lado (esto ocurre al menos en el 70% de los casos).

El número de septos mayores a los 10 mm de diámetro, una medida que puede encontrarse en la mayoría de los ejemplares, varía entre 26 y 29 como intervalo de mayor

frecuencia, si bien existen ejemplares con un número menor como LAII/6-9 (24 SM) o LP2/9-9 (25 SM), o bien ejemplares con un número mayor, como LP2/10-24 (30 SM, fig. 65-12) o LP1/7-32 (31 SM)².

La aceleración de la inserción septal en los cuadrantes antípoda a partir de los 4-6 mm de diámetro, consiste en realidad en la detención de la inserción cardinal. Ello provoca que los septos en la zona antípoda lleguen normalmente a doblar el número de los insertados en la zona cardinal.

Este desarrollo puede estar provocado por la circunstancia de que los cuadrantes cardinales tienen una evolución vertical más corta (formación de la fósula), hecho subrayado por la situación en la región cóncava de la curvatura del coral (la más corta) de dichos cuadrantes (esta observación sirve en general para la inserción de cualquier forma pinnada con desarrollo de huecos fosulares y por tanto no es un rasgo significativo o distintivo de esta u otra especie de morfología pinnada).

**2-1-3-3) Septos menores y Tábulas.-*

Los septos menores tienen un desarrollo variable, aunque en general suelen alcanzar 1/3 de la longitud de los septos mayores y aparecen adosados a la cara cardinal de cada metasepto aunque sin llegar a ser contratingentes en sentido estricto, sino más bien contraclinados.

Como es normal, dentro de los septos menores, la pareja asociada al septo antípoda (es decir, los Km) alcanza mayor desarrollo que los restantes. Los Km pueden alcanzar hasta las tres cuartas partes de la longitud del antípoda (ver por ejemplo, SSE/13-17, fig. 67-10), aunque lo normal es que se limiten a la mitad de dicha longitud y en cualquier caso, siempre con menor grosor.

Este desarrollo de los menores es como decíamos, variable, de modo que en muchos ejemplares, dichos septos aparecen tardíamente y alcanzan menor longitud (por ejemplo LP2/8-94, fig. 65-9). Se podría pensar que la citada variabilidad podría determinar el estado ontogénico del ejemplar y sin duda en cierta medida así es, sin embargo existen muchas excepciones que complican su utilización como un criterio directo y sencillo.

Así por ejemplo sucede si comparamos ejemplares de forma y desarrollo muy parecidos, como son LP2/9-42 y LAII/6-9 (compararlos en la fig. 66-2 y 6 respectivamente), ambos formas cilíndricas y más radiales que pinnadas. LAII/6-9 posee septos menores ya claramente desarrollados en su primer corte 6,5 mm. LP2/9-42, sin embargo, no alcanza un estadio de desarrollo similar hasta los 13 mm.

A pesar de las muchas excepciones que podríamos citar, basadas en la falta de correlación entre el tamaño expresado en diámetro y el desarrollo de los septos menores, sí podemos apuntar que la mayoría de los casos en los que los septos menores están menos desarrollados, coinciden con morfologías pinnadas. Una vez más LP2/8-60 nos puede servir como ejemplo, pues en dicho espécimen, durante el desarrollo pinnado hasta al menos los 10,5 mm, los septos menores prácticamente no aparecen, y sin embargo a lo largo de su fase cilíndrica posterior, los mismos llegan a alcanzar un desarrollo máximo.

Sin embargo, la existencia de ejemplares pinnados hasta el cáliz como LP2/9-43 (ver lám. XVI-10), con un desarrollo normal de los septos menores en dicha zona, parecería contradecir dicha conclusión. Lo que en realidad sucede, es que los menores no aparecen hasta más allá de los 10 mm (a los 12 mm en LP2/9-43) y que después crecen rápidamente (totalmente

² Estos ejemplares son todos ellos de pequeño tamaño y disposición pinnada, a excepción de LAII/6-9 (fig. 66-6), que es más cilíndrico. La divergencia de los valores (desde 24 SM hasta 31 SM) para ejemplares similares implica que este rasgo tiene una alta variabilidad.

desarrollados a los 14 mm, a pesar de que el ejemplar sigue siendo pinnado).

En cuanto a las tábulas podemos decir que su desarrollo es moderado a bajo, aunque cuando aparecen son bastante características. Quizás debido a su relación con los septos menores, muchas de ellas son apuntadas hacia el eje en sección transversal. El apuntamiento de estas tábulas podría representar la forma del final septal del menor adyacente. Dichas tábulas aparecen también en *Claviphyllum?* y en algunos ejemplares de *Duplostella fedorowskii* (ver lám. XX-5), caracterizado por septos menores contratingentes, similares pero más desarrollados, que los de *Sochkineophyllum?*

En sección longitudinal alar las tábulas son incompletas e inclinadas hacia la periferia, y en general cóncavas hacia el cáliz (secciones alares de LAIII/4-2 y LP2/8-60). En dicho corte no muestran un aspecto característico, siendo similares a las tábulas de muchos otros CRSSD (no han sido figuradas).

La variabilidad en el tabulario consiste como en tantos otros casos, en la densidad de tábulas, frente al desarrollo compacto de las secciones apicales. Cabría suponer que los ejemplares cilíndricos tendrían un mayor desarrollo tabular, sin embargo esto sólo es cierto en algunos ejemplares como el holotipo, mientras que otros, como LP1/3-1, con un desarrollo cilíndrico máximo, es en realidad compacto hasta la base del cáliz, con una aparición de tábulas prácticamente nula.

En ejemplares muy maduros, como ya ha sido descrito en otros taxones (por ejemplo estructuras carenales en *Rylstonia*), pueden desarrollarse elementos septales irregulares quizás relacionados con septos menores y tábulas. Sin embargo la crenulación en los bordes de las estructuras no ha sido observada en ninguno de los ejemplares.

*F-2-1-4) *Microestructura*.-

En la diagnosis indicábamos que la microestructura septal de esta especie es tripartita. Esto significa, que el septo muestras tres fases diferenciadas; por un lado, el mesoplasma, que varía de LMN a LMC aserrada e incluso vermicular, y por otro lado el estereoplasma, que en el esquema tripartito, queda dividido en dos zonas diferentes, por un lado una región interna, de microestructura lamelar, principalmente asociada a las LMN, y por otro lado una región externa, fibronormal, asociada al tabulario.

Este esquema tripartito aparece también en otros grupos, alcanzando su más amplio desarrollo en *Zaphrentites* sp. ya que en este grupo las LMN son totales hasta el cáliz, sin aperturas aserradas.

Podemos decir que lo realmente característico del grupo es que la sustitución hacia el cáliz de las LMN por LMC aserradas, siempre aparece. Dicha sustitución llega a ser total en algunos ejemplares (por ejemplo en LP2/9-35, lám. XVIII-4), aunque la variabilidad en el proceso de apertura es similar a la variabilidad descrita para el desarrollo de la diferenciación en las longitudes septales, la radialidad en la disposición o la evolución de los septos menores.

La microestructura en detalle de las diferentes regiones definidas es la que sigue:

- En el mesoplasma cerrado o LMN los microelementos son gránulos típicos de mesoplasma, con contactos netos dispersos (lám. XVIII-2). En las zonas con un mayor desarrollo de las LMN no se observa una tendencia al retorcimiento excesivo de las mismas, a excepción del ejemplar LAII/6-11, en el que las LMN son bastante persistentes y sólo llegan a ser parcialmente sustituidas en la zona superior del cáliz (este rasgo, junto a la fósula en el lado convexo, nos hacen pensar en que es una forma intermedia hacia el grupo de *Claviphyllum?*).

- En el mesoplasma abiertos, los elementos son de naturaleza diferente según la región de la LMC en la que nos hallemos. En general las zonas de apertura incipiente, con LMC

estrechas y de bordes aún redondeados, los elementos son granulares y gránulo lamelares (lám. XVIII-3). En estas partes incipientes en la apertura aún perdura parte del diedro lamelar alrededor de la LMC (lám. I, fig. J). En muchos casos, en estas regiones de apertura reciente, a veces se observan líneas de impurezas que marcan la existencia de fascículos de eje más o menos fusionados.

Además las LMC pueden ser aserradas, vermiculares e incluso fusionarse con el estereoplasma, para formar localmente un septo continuo fibroso. En tales casos (como puede verse en la LU realizada en el cáliz del mismo ejemplar que la LU anterior, LP2/9-35, lám. XVIII-4 y 5) los elementos de la LMC son claramente más fibrosos, sin que lleguemos ya a observar lamelas suaves. A estas alturas la relación entre la LMC y la parte fibrosa externa del estereoplasma es directa, ya que la capa estereoplásmica lamelar ha desaparecido por completo. En algunas zonas del septo la continuidad entre la LMC fibrosa y la capa fibrosa externa provoca un efecto claro de continuidad septal. Sin embargo este proceso nunca es completo.

En las LMC más maduras aún pueden ser observadas líneas de impurezas que remarcarían los fascículos de eje. En corte longitudinal, dichos fascículos, al igual que en regiones menos abiertas, están más o menos fusionados, pero ya el carácter fibroso de los microelementos es más evidente.

El comienzo e intensidad de la apertura de las LMN es variable. Este proceso parece correlacionarse con el desarrollo de los septos menores y con la pérdida del carácter pinnado por una organización más radial. Este proceso, tanto la apertura mesoplásmica, como la aparición y desarrollo de los menores, parecen ser independientes del número septal y del tamaño del ejemplar, como demuestran ejemplares como LAII/6-9 o LAIII/4-2, ambos formas de desarrollo cilíndrico, que ya a los 6 mm de diámetro han desarrollado estos caracteres completamente, mientras que otros han de esperar a alcanzar casi el doble de diámetro, para tener una evolución similar.

- La región lamelar interna del estereoplasma suele ser estrecha, formada por lamelas ondulosas grandes que se disponen generalmente en un diedro suavemente abierto. Los ejemplares y las regiones que desarrollan esta capa con mayor extensión son aquellas de organización más claramente pinnada.

Así el ejemplar LP2/8-1 (ejemplar pequeño y pinnado, interpretado como juvenil, ver lám. XVIII-1, 2 y 3), tiene un desarrollo considerable de esta capa en su corte calicular. En este caso el tejido lamelar muestra ondulaciones secundarias en el diedro lamelar y organizaciones en zig-zag en los finales ropaloides engrosados de los septos principalmente en el antípoda.

Sin embargo, otros ejemplares, aún siendo también típicamente pinnados, muestran una drástica reducción de la capa lamelar, que se circunscribe a la base septal únicamente (ver ejemplar LP2/8-44, fig. 65-8 y compararlo con LP2/8-94, fig. 65-9), en favor de un mayor desarrollo de la región fibrosa externa. Dichos septos no llegan a ser ropaloides y pueden mantener LMN cerradas, tanto como los ejemplares pinnados con un mayor desarrollo lamelar (esta tendencia es característica del grupo de *Claviphyllum*?).

A medida que la apertura de las LMN se va generalizando, la región lamelar intermedia se va estrechando y queda formada por microelementos lamelares cada vez más irregulares, con morfologías intermedias (elementos tridentes heterogéneos) que dan paso a la capa fibronormal, externa.

Las últimas zonas en las que se verifica la apertura suelen ser las bases septales; las primeras son, por un lado los finales axiales, cada vez más ropaloides, y por otro, la región media del septo, más estrecha, que además suele coincidir con la parte más ancha y tabulada del intersepto.

- La región fibrosa externa del estereoplasma, se desarrolla en principio alrededor del intersepto y por tanto en las primeras fases de desarrollo no afecta a la mitad axial del coral. A medida que la estructura se va abriendo, la capa fibrosa va también envolviendo a todo el septo. Durante este proceso se verifica también, como explicábamos arriba, la apertura del eje septal y la progresiva desaparición de la capa lamelar intermedia, hasta que mesoplasma y capa fibrosa entran en contacto y se desarrollan conjuntamente.

Los elementos fibrosos en las primeras fases, cuando la capa fibrosa es aún sólo una cubierta hacia el intersepto, surgen directamente de las lamelas ondulosas y largas adyacentes y por tanto estas fibras son anchas y de bordes lisos (fibroides o prismas).

Cuando se verifica la reducción y desaparición de la capa lamelar a expensas del mesoplasma en expansión, poco a poco van desapareciendo también los microelementos lamelares de los que surgían las fibras y en su lugar, como base de crecimiento, sólo existen los elementos granulo fibrosos y granulo lamelares de mucho menor tamaño del mesoplasma engrosado.

En esta región ya no se forman fibras anchas, sino que las fibras son algo más finas y se reúnen en haces de direcciones ligeramente divergentes, provocadas por el relieve aserrado del mesoplasma. Dichas fibras sólo vuelven a ser realmente fibronormales, cuando el mesoplasma pasa a ser vermicular y aún así las fibras ya nunca desarrollan la anchura típica de las fibras provenientes de elementos lamelares o intermedios.

En las regiones caliculares, más maduras microestructuralmente, la morfología ropaloide de los septos es completamente diferente a los finales ropaloides de los septos cerrados, que engrosan a partir de tejido lamelar en zig-zag. Los finales ropaloides de un septo que ha sufrido una transformación total, hacia una microestructura fibrosa, son completamente fibrosos. Estos engrosamientos fibrosos alcanzan mayor desarrollo y llegan a ser muy notables (casos extremos de esto lo constituyen la variedad distinguida entre los ejemplares del nivel 18 de la Sierra de la Estrella, que explicaremos al término de esta exposición), sin embargo pensamos que la forma ropaloide se gesta en la etapa anterior, cuando se va definiendo lentamente la diferenciación en las longitudes septales y la progresiva creación de huecos, que habrán de ser rellenados por los finales septales.

- La microestructura en los septos menores rara vez pasa por todos los estadios de los septos mayores. Normalmente estos septos suelen aparecer siempre abiertos (no tenemos casos de menores con LMN, a pesar de coincidir con bases de metaseptos aún claramente cerradas) y por tanto con una clara naturaleza fibrosa.

-La muralla externa es casi siempre fina y lisa. Su estructura interna es lamelar, con una clara tendencia a desarrollar zig-zag angular (la estructura es similar a la que describiremos para *Claviphyllum?*), aunque el escaso grosor impide quizás que la estructuración llegue a tener mayor entidad. Las bases septales asociadas suelen tener contactos netos y clavados, aunque hacia el cáliz los mismos pueden desaparecer cuando la LMN de la raíz del septo se abre.

-Las tábulas suelen cobrar mayor desarrollo cuando la morfología está más abierta y ha adquirido huecos interseptales amplios. En tales circunstancias la microestructura suele ser casi completamente fibrosa y por tanto las tábulas más gruesas también lo son. Sin embargo las tábulas finas, que son las más numerosas son típicamente granulares.

-En las regiones más densas de los ejemplares, los interseptos pueden desarrollar sellos interseptales. En tales casos se segregan microelementos lamelares largos y desorganizados, que rellenan dichas regiones de sumidero (estas regiones son una prueba más de que la secreción tiene lugar desde superficies oblicuas, solamente verticalizadas, cuando aparece tejido fibronormal).

***F-2-5-1) Comentario sobre la variabilidad.-**

Todas las observaciones realizadas, tanto morfológicas como microestructurales (que están basadas en muchos casos en las tablas de variabilidad adjuntas al final del capítulo), revelan de momento ciertas correlaciones que resultan muy interesantes para comprender el verdadero valor de los caracteres propuestos.

En el conjunto estudiado se deduce que la forma externa cilíndrica, o bien, más estrecha, parece estar relacionada con:

- Tendencia a una disposición septal más radial.
- Septos que dejan de aparecer fusionados en el eje (tanto por las LMN como por el estereoplasma) y son claramente independientes.
- Establecimiento nítido de la diferenciación en las longitudes septales, a la par que una disposición más radial y la individualización del contorno septal.
- El esqueleto tiende a hacerse menos compacto, con la posibilidad de un mayor desarrollo de las tábulas (esta correlación es menos evidente).
- Aunque el septo cardinal es más corto que los adyacentes (a 1/2), la fósula cardinal está cerrada, hasta la base de un cáliz que tiende a ser poco profundo.
- Los septos menores, precedidos por los Km, se insertan y alcanzan gran desarrollo.
- Las LMN se abren tempranamente, desapareciendo casi completamente a favor de LMC aserradas que acaban por coalescer con la capa fibrosa externa del estereoplasma septal, eliminando así la región lamelar intermedia.

El crecimiento cilíndrico puede aparecer tempranamente y por tanto los citados rasgos comenzarían a desarrollarse cuando el ejemplar aún no ha alcanzado gran tamaño (por ejemplo LAII/6-9), siendo lo más normal, que dicho crecimiento aparezca más tarde en la ontogenia (por ejemplo LP2/8-60) o que incluso nunca llegue a desarrollarse (por ejemplo LP2/9-43).

La aparición de un desarrollo cilíndrico, tal y como lo hemos definido, puede verificarse a diferentes diámetros así como registrar variaciones en el esquema general propuesto (por ejemplo, ejemplares netamente cilíndricos y de microestructura abierta pero a la vez muy compactos -ver LP1/3-1).

Esta variabilidad impide la definición clara de formas predominantes y hace imposible la subdivisión del grupo en formas cilíndricas frente a formas pinnadas (como dos especies diferentes). Los cambios que provoca la diferencia en el desarrollo se expresan tanto morfológica como microestructuralmente y dan una idea de la gran variabilidad que es posible reconocer en lo que sin duda nos parece una misma especie natural.

Pero ¿qué significa exactamente un crecimiento cilíndrico, una organización esquelética menos compacta, una geometría más radial o una microestructura que tiende a subdividirse en fases diferentes (mesoplasma en LMC y estereoplasma fibroso)? A nuestro entender dichas características implican un cambio en las velocidades relativas de secreción entre meso y estereoplasma, que en este caso, se convierten en predominantemente verticales (el tejido tiende a ser más fibroso), frente a un crecimiento pinnado, más compacto y denso y de dirección más oblicua (el tejido lamelar está más desarrollado).

Las observaciones y conclusiones a las que nos llevan los caracteres y la variabilidad en *Sochkinephyllum? rodriguezi* referidos al desarrollo cilíndrico, coinciden en cierto modo con las observaciones realizadas en géneros como *Cania* y *Maimonella*.

El desarrollo variable de LMC amplias y aserradas en todos ellos indican que este desarrollo, al menos en parte, está dirigido ambientalmente. Por otro lado, la aparición de soluciones microestructurales diferentes al desarrollo vertical, como son las microestructuras

puramente fibronormales, con LMN completas hasta el cáliz, de *Claviphyllum*? o *Pentaphyllum*, indican que el desarrollo de LMC, tiene también valor taxonómico.

La variabilidad observada en cuanto al número septal no es mayor que la observada en otros grupos descritos y se sugiere una vez más que dicha variabilidad es también intraespecífica. Esta interpretación es fácilmente admisible cuando se contemplan dos características fundamentales:

Por un lado el hecho de que la variabilidad no sería tan grande si consideramos el número septal respecto a cada uno de los cuadrantes. Entonces, la variación no llega a superar un septo más o menos en cada posición.

Por otro lado, tenemos el hecho de que dicha variabilidad va acompañada por la ausencia de una simetría completa entre los cuadrantes, que afecta tanto al número septal como a la reducción de la longitud de unos metaseptos respecto a otros. Así, si tenemos diferencias de uno y dos septos entre cuadrantes del mismo ejemplar, ¿porqué dicha circunstancia no iba a repetirse entre ejemplares diferentes?

La asimetría tanto en el número de septos por cada cuadrante, como en la diferenciación en las longitudes septales en los mismos, puede ser debido a un ritmo de inserción escalonado y esencialmente asimétrico entre cuadrantes, es decir que septos topológicamente equivalentes se insertan generalmente uno tras otro y raramente a la par (sería difícil imaginar que la asimetría, estadísticamente predominante en los cortes caliculares, sea debida a que la gran mayoría de los cortes realizados son oblicuos).

La inserción escalonada podría ser el mecanismo que explicara la diferenciación en las longitudes septales. Dicha diferenciación, dirigida por la predominancia del antípoda y los alares, representa quizás, un método más de superar una disposición pinnada (primitiva) y alcanzar un desarrollo vertical más eficiente.

Este crecimiento asimétrico es quizás responsable, de los desarrollos patológicos girados de ejemplares como LAI-99 o LP2/9-9, en los que incluso el papel director de los alares pierde localmente importancia. A su vez también explicaría la pérdida secundaria de la diferenciación septal en ejemplares que tienen una evolución cilíndrica durante la mayor parte de su ontogenia (por ejemplo LP1/3-1).

Dada la estructura de la variabilidad descrita resulta complejo discernir cuándo estamos ante un ejemplar juvenil. Esta cuestión nos parece realmente crucial y compleja pues indicaría que hemos conseguido diferenciar entre variabilidad y ontogenia.

El número septal resulta bastante difícil de utilizar, pues la mayoría de los ejemplares más pequeños encontrados alcanzan más de 9 mm de diámetro máximo y un número de septos que entra en la variabilidad de los ejemplares de mayor tamaño. De hecho algunos ejemplares de entre los pequeños, por ejemplo LP2/10-24 (fig. 65-12), alcanzan un número septal claramente adulto (30 SM con 9,5 mm), a pesar de poseer tamaño y rasgos morfológico-microestructurales propio de un ejemplar menos maduro.

El control ambiental ejercido sobre la forma externa y las transformaciones subsidiarias en la forma interna (desarrollo cilíndrico) indicarían que tales rasgos no son tampoco criterios infalibles para la deducción del estado ontogénico.

Entre ambos grupos de observaciones, sin embargo nos parece más difícil pensar que ejemplares como LAIII/4-2 o LAI-85 (fig. 66-11), que a pesar de su gran estrechez alcanzan una gran longitud desarrollada homogéneamente, sean realmente juveniles, a pesar de que su diámetro máximo y su número septal así lo indiquen. Es difícil de imaginar que tales ejemplares aumentaran mucho más de tamaño y aquí simplemente los consideramos como ejemplares perfectamente maduros pero más pequeños.

En nuestra opinión, distinguir un juvenil requiere aunar ambos tipos de observaciones.

Así por ejemplo, LP2/8-1, fig. 65-5, sería juvenil ya que es pequeño y con una densidad septal media (10 mm de diámetro y 27 SM) y sus caracteres microestructurales en la base del cáliz corresponden a una apertura incipiente que aún registra un gran desarrollo lamelar, la forma es pinnada y los septos menores acaban de aparecer (un estadio de desarrollo similar al corte apical de LP2/8-60, fig. 65-10b o LP2/9-35, fig. 66-3a, que posteriormente siguen desarrollándose hasta una total apertura).

LAI/6-9, tiene un tamaño pequeño y una densidad septal muy baja (11 mm de diámetro por 24 SM), sin embargo desarrolla una alta madurez morfológica y microestructural y pensamos que dicho ejemplar correspondería a un ejemplar adulto pero enano.

Esto parece claro si comparamos su forma con la de LP1/3-1. LAI/6-9 alcanza sus 11 mm de diámetro a los 26 mm de longitud, mientras que LP1/3-1 alcanza el mismo diámetro a una longitud mucho menor (10 mm aproximadamente). De hecho los ejemplares de gran tamaño suelen ganar diámetro mucho más rápidamente (en un intervalo de longitud menor) que los ejemplares pequeños pero maduros como LAI/6-9 o LAI/4-2).

LP2/8-5 (fig. 65-6), tiene un tamaño y una densidad septal típicamente adultas, sin embargo la diferenciación septal no está claramente desarrollada hasta el último corte, en la parte alta del cáliz (otro ejemplar similar sería LAI-99, fig. 66-12).

En LP2/8-5 los menores aparecen tardíamente y están escasamente desarrollados y la microestructura no supera un estadio de apertura incipiente. Además los huecos interseptales están prácticamente vacíos, haciendo que la superficie calicular sea muy profunda, como demuestra el hecho de que la fósula cardinal alcanza hasta el primer corte. Podríamos decir que este ejemplar, de tamaño adulto pero en cierto sentido "hueco" por dentro, correspondería a una forma inmadura de tamaño grande.

F-2-1-6) *Relación entre los ejemplares de SSE y los ejemplares de Los Santos.

De los diez ejemplares de la Sierra de la Estrella incluidos en esta parte de la especie, al menos tres de ellos pueden ser considerados de clasificación dudosa. Dos son mitades mal conservadas (SSE/18-92 y SSE/24-? y no nos referiremos a ellos) y un tercero (SSE/15-2, fig. 67-3) tiene caracteres ambiguos, intermedios entre este grupo y el género *Cania* (ver discusión más adelante sobre la amortiguación de la diferenciación en las longitudes septales de LP1/3-1 y SSE/15-2).

De los siete restantes sólo uno proviene del nivel 18, en donde la mayor parte de los especímenes de la especie encontrados, tienen algunos caracteres peculiares que nos han llevado a diferenciarlos como una variedad (ver siguiente apartado).

Estos ejemplares principalmente encontrados en la parte baja de la columna de la Sierra de la Estrella, tienen caracteres en todo concordantes con la variabilidad observada en los ejemplares de Los Santos y sólo cabe hacer mención a algunas peculiaridades individuales, como puede ser el desarrollo vermicular del mesoplasma del ejemplar SSE/12-3 que a pesar de ser tan maduro microestructuralmente, no desarrolla un gran tamaño (no supera los 13 mm de diámetro y 28 SM, fig. 67-4) o bien el gran tamaño de SSE/13-17 (fig. 67-10), con un amplio desarrollo de Km-Sm, tábulas y LMC aserradas y sin embargo un número septal bajo (30 SM frente a los 40 SM alcanzados por los ejemplares del mismo tamaño de SSE/18 clasificados a continuación como variedad diferente).

F-2-2) *Sochkineophyllum? rodriguezi* var. *gigante

-*Derivatio nomini*: debido al gran tamaño alcanzado por los ejemplares.

- *Diagnosis*: "La variedad se caracteriza por su forma externa trocoide y su gran tamaño (hasta 25 mm de diámetro por 52 mm de longitud máxima) y mayor densidad septal (33 SM a los 10 mm de diámetro). Microestructuralmente la principal característica es la persistencia de las LMN hasta más allá de los 15 mm de diámetro, así como la reducción de la capa lamelar intermedia en favor de estereoplasma fibroso. La forma ropaloide de los septos y la diferenciación de las longitudes septales alcanzan un gran desarrollo".

- *Comentario*: Los ejemplares que hemos distinguido como una variedad diferente provienen todos ellos de la Sierra de la Estrella (niveles 15 y 18). La distinción de la variedad se basa en el hecho de que existe un salto claro de tamaño y densidad septal respecto al grupo principal descrito en el apartado anterior y además la forma está ausente de los afloramientos de Los Santos donde la especie está ampliamente desarrollada y posee una gran variabilidad que, a pesar de todo, no contempla ejemplares como los que aquí describiremos.

***F-2-2-1) *Material*.**-

Incluimos en la variedad cuatro ejemplares de la Sierra de la Estrella. Estos son: SSE/15-21, **SSE/18-1**, SSE/18-87 y SSE/18-118.

F-2-2-2) *Descripción (tabla de datos en la fig. 76).-

Los ejemplares son trocoides, respecto a la forma ceratoide del grueso de la especie.

Sin embargo el aumento del diámetro respecto a la longitud no es homogéneo. Por ejemplo las secciones realizadas en SSE/18-1 (fig. 67-6) se tomaron a intervalos de longitud más o menos regulares (aproximadamente cada 10 mm) y sin embargo existe un gran salto entre el segundo corte, que aún tiene 5 mm de diámetro, al tercer corte, que alcanza ya los 16 mm. El resto de los cortes aumentan progresivamente hasta los 23 mm, pero ya a un ritmo similar al de la forma anterior.

En el ejemplar SSE/18-118 (fig. 67-2 y lám. XVIII-12), el aumento en grosor es más gradual, aunque también se produce una aceleración alrededor de los 30 mm de longitud. Los otros dos ejemplares son sin embargo más homogéneos (SSE/15-21, fig. 67-8) es más complicado de calibrar ya que corresponde a una mitad longitudinal).

En cualquier caso, se observa que los caracteres que antes citábamos como típicamente juveniles, tales como disposición pinnada, escaso desarrollo de los septos menores, crecimiento compacto, escasa diferenciación septal y LMN predominantes, perduran hasta un diámetro claramente mayor (al menos hasta los 16 mm, cuando en el grupo anterior suelen haber desaparecido antes de los 11 mm).

A la vez el número septal a los 10 mm, con el cual hemos calibrado la densidad septal en el resto de la especie, siempre supera los 32 SM, mientras que el valor medio en el grupo anterior es de 27-28 SM (y nunca supera los 30 SM). Una de las principales diferencias en esta densidad septal radica en el mayor desarrollo de los cuadrantes cardinales (6 septos mayores en cada uno a los 10 mm, frente a los 3-4 SM en el resto de la especie).

Además, una vez comenzado el desarrollo adulto, el resultado final en la base del cáliz

remarca mucho más la morfología ropaloide (ver SSE/15-21) y la diferenciación septal, así como una apertura microestructural completa, con amplias zonas de continuidad entre meso y estereoplasma.

Esta evolución quizás se ve facilitada por el hecho de que la capa lamelar intermedia está claramente reducida respecto a las formas pinnadas de la cuenca de Los Santos.

El desarrollo de estos cuatro ejemplares sin embargo no parece tender a una radialidad tan evidente como la observada en los ejemplares más maduros del resto del grupo. Esto concuerda con la forma externa, que como decíamos es más abierta y corta (trocoide).

El ejemplar SSE/18-87, que es el más pequeño de los cuatro, demuestra que la diferencia entre ambos grupos dentro de la especie, no es tampoco excesiva:

El corte calicular de dicho ejemplar (16 mm y 36 SM) muestra el mismo estadio de evolución tanto microestructural como morfológica, que los demás ejemplares con diámetros mucho mayores (20 mm o más).

Si este ejemplar es tan maduro como los otros tres, es sin embargo mucho más pequeño, aunque siempre más grande y de densidad septal mayor que el resto de la especie.

Podríamos pensar que SSE/18-87 es intermedio entre ambos grupos y de hecho así es, sin embargo sus variables y caracteres están mucho más cerca de estos otros tres ejemplares de dimensiones grandes hallados en SSE.

El menor tamaño relativo viene a indicarnos que la diferencia entre ambos grupos no es de rango específico (algo similar a lo sucedido con *Cyathaxonia rushiana*). La entidad de este grupo como variedad viene además apoyado por la coexistencia del mismo en los niveles de SSE (principalmente en SSE/10) con otros ejemplares típicos del grupo anterior (ver por ejemplo SSE/10-14).

*** F-2-3) *Sochkineophyllum?* sp. nov.**

F-2-3-1) *Comentario sobre el material.

En este epígrafe incluimos dos únicos ejemplares, SC/3-1 (fig. 67-1) y SC/3-5 (incluido en las figuras del *Duplostella fedorowskii*, fig. 79-2 y lám. XIX-3), provenientes del corte de Sierra Cabrera, unidad 3.

SC/3-1 ha sido intensamente estudiado por varias razones, por un lado morfológicas y microestructurales, por otro lado, por su estado de conservación respecto al efecto de los fenómenos de la presión tectónica sobre la microestructura observados en los ejemplares de dicho afloramiento. Así el número de cortes realizados es alto, además de haber realizado estudios en el MEB y dos láminas transversales LU representativas de las transformaciones. El ejemplar también ha sido estudiado con cátodo-luminiscencia. Los resultados y conclusiones de las observaciones sobre su conservación y la de los ejemplares de este afloramiento serán expuestas en el capítulo VIII de Tafonomía.

SC/3-1 tiene caracteres morfológicos propios del grupo de *Claviphyllum?* (de hecho en principio lo incluimos en ese grupo y por eso sus datos están en la tabla de *Claviphyllum?*, fig. 75), como son la posición de la fósula y el menor desarrollo de los alares, sin embargo las tábulas y los septos menores y principalmente la microestructura, asocian el presente ejemplar al grupo de *Sochkineophyllum?*, aunque como perteneciente a una especie diferente a la arriba descrita. SC/3-5 es un ejemplar incompleto del que sólo conservamos la parte superior. Esta especie, sería una especie nueva, pero el contar sólo con dos ejemplares nos impide definirla correctamente, por lo que hemos optado por denominarla como sp. (ver discusión más adelante sobre todo el grupo).

***F-2-3-2) Descripción.-**

El ejemplar en cuestión es de tamaño muy grande (alrededor de 70 mm de longitud por 21 mm de diámetro máximo) forma ceratoide-cilíndrica y curvatura escasa a excepción de la región apical. El cáliz es somero y la muralla externa lisa. En la zona apical el ejemplar adapta su crecimiento a la concha de un braquiópodo.

Las secciones apicales realizadas están mal orientadas (son oblicuas) ya que en un principio no fuimos capaces de distinguir la marcada curvatura de esta región, en contraste con la rectitud del resto del ejemplar. Así los caracteres morfológicos de la misma quedan algo confusos, si bien podemos indicar que a los 10 mm de diámetro la disposición aparenta ser bastante radial, aunque con antípoda y alares conspicuos.

Los menores ya han comenzado su desarrollo aunque la diferenciación en las longitudes septales es escasa, la curvatura y la orientación de las estructuras en la sección oblicua indican que la región cardinal ocupaba el lado convexo de la misma.

En estos primeros cortes las LMN son totales y el estereoplasma es completamente fibronormal, sin que se observen restos de la capa lamelar intermedia.

Una vez comenzado el crecimiento vertical se produce la diferenciación de todos los rasgos estudiados, de modo que aparecen las tábulas (apuntadas), se desarrollan los menores (en este ejemplar llegan a ser especialmente contratingentes), la disposición se hace radial y la diferenciación septal pasa a ser marcada.

El desarrollo ropaloide de los septos, como el que se verifica en los ejemplares gigantes de SSE, sólo es notable en alguno de los metaseptos conspicuos, aunque nunca llega a alcanzar las grandes anchuras de dichos ejemplares.

A los 19 mm de diámetro (base del cáliz) SC/3-1 posee 38 SM según una fórmula asimétrica (10-9/6-8), con gran desarrollo de los cuadrantes cardinales.

Los septos alares, aunque no están reducidos, alcanzan menor desarrollo que algún otro metasepto en el final del cuadrante antípoda. Este tipo de disposición es similar al que describiremos para los diferentes grupos de *Claviphyllum*? y quizás se debe a la posición de la región cardinal en la zona convexa en las regiones apicales. Dicha posición, a su vez, también sería responsable del escaso desarrollo de la fósula y de que el septo cardinal no se retire hasta el mismo cáliz, abierto tardíamente.

Las características citadas hasta ahora son intermedias entre *Sochkineophyllum*? y *Claviphyllum*?. Sin embargo la evolución microestructural asocia este ejemplar claramente con el primer grupo. La apertura de las LMN a partir del desarrollo cilíndrico de SC/3-4 llega a ser completa, aunque el mesoplasma no es tan típicamente aserrado como en *S.?* *rodriguezi* y tampoco alcanza un desarrollo vermicular. En su lugar las LMC son mucho más amplias (en anchura y longitud) recordando a los rombos desarrollados en el mesoplasma de *Maimonella*. Este mesoplasma llega a ocupar el septo completo principalmente en sus regiones ropaloides, reduciendo la fase fibronormal estereoplásmica al tercio periférico del septo.

En detalle los microelementos son fibras de mesoplasma, de bordes irregulares. A pesar de la semejanza morfológica con los rombos de *Maimonella*, en este caso la formación de elementos lamelares suaves en las zonas laterales del chorro fibroso es mucho menos evidente.

La alteración diagenética del ejemplar, que describiremos en otro apartado, es responsable de que la diferencia en color entre los dominios mesoplásmicos y estereoplásmicos sea máxima. Dicha diferencia remarca de modo exagerado los contactos entre dominios discordantes. Dicha alteración también acaba afectando al trazo de las líneas de crecimiento, aunque el efecto sobre la morfología y tamaño de los microelementos es escasa.

*** F-3) *Claviphyllum* HUDSON, 1942a, pg. 262**

- *Diagnosis*. - "Corales pequeños, esbeltos, simples y cónicos o cónico-cilíndricos con plan septal clavifiloide. Septos mayores aproximadamente rectos. Septo antípoda ropaloide, más largo y más grueso que otros septos mayores, extendiéndose hasta el eje. Los septos KL3, KL4, CL2 y CL3, ropaloides; los septos KL1, KL2, CL1 y C, no totalmente desarrollados. Cara cardinal en el lado convexo. Tábulas externas progresivamente inclinadas hacia fuera; tábulas internas, cuando están presentes, son cóncavas; tábulas axiales a veces deprimidas". HUDSON, 1942a, pg. 262.-
- *Comentario*. - Bajo esta denominación genérica, aunque con interrogación, incluimos la segunda parte de los ejemplares del grupo de *Sochkineophyllum-Claviphyllum*. Los especímenes aquí agrupados poseen una disposición septal que varía de antipinnada a radial más o menos irregular. La relación con *Claviphyllum* proviene de la posición de la fósula cardinal, que aparece en el lado convexo y por la menor relevancia de los septos alares, que dejan de ser directores del crecimiento. La falta de regularidad en la fórmula de reducción septal así como un tamaño mayor y la relación con alguno de los ejemplares incluidos en el grupo anterior, hacen que utilizemos la denominación genérica con interrogación.

***F-3-1) *Claviphyllum? sandoi* sp. nov.**

- Sinonimia*. Se incluyen en esta especie los ejemplares clasificados como *Sochkineophyllum* sp. forma B, en RODRÍGUEZ & FALCES (1992).
- Derivatio nomini*. El nombre está dedicado a Bill Sando, especialista americano en corales rugosos del Carbonífero inferior, fallecido recientemente.
- Diagnosis*. "Corales solitarios sin disepimentos de tamaño medio (40mm de longitud por 13-15mm de diámetro), forma externa ceratoide-cilíndrica de curvatura suave, cáliz profundo y muralla externa fina y lisa. La fósula cardinal aparece en la zona convexa. Disposición septal desde antipinnada a radial más o menos irregular. Septo antípoda conspicuo y alares reducidos o iguales a otros metaseptos. Desarrollo de un proceso de diferenciación de las longitudes septales, con carácter heterogéneo. Tábulas escasas. Septos menores en general poco desarrollados y simétricos. Microestructura con LMN totales hasta el cáliz y estereoplasma predominantemente fibronormal. Muralla independiente, de carácter lamelar y estructurada en zig-zag angular.
- Holotipo*: Ejemplar LAI-39. Paratipos, el resto de los ejemplares provenientes de la Alameda, unidad cuatro, cuenca de Los Santos, base del Viseense superior.
- Comentario*. Aunque ciertos caracteres de esta especie coincidan con la diagnóstico del género, ninguno de ellos puede ser relacionado con los ejemplares de nuestra colección incluidos en el grupo de *Rotiphyllum omaliusi*, contrariamente a la opinión que HUDSON (1942a) tenía sobre este género. Así pues, la interrogación es obligada, y como señalaremos en la discusión final sobre el grupo, su utilización en esta tesis tiene un carácter

circunstancial, elegido para poner de relieve a la vez la problemática del grupo analizado y la conveniencia en el futuro de la elección y definición de taxones nuevos.

***F-3-1-1) Material.-**

27 ejemplares, cuatro de los cuales provienen de la Sierra de la Estrella. Las siglas son (el orden sigue el de los niveles estratigráficos crecientes; en negrita los ejemplares con LU):

23 ejemplares de la cuenca de Los Santos.- Unidad 3, Sierra Cabrera: **SC/3-4** y SC/3-7; Unidad 4, La Alameda: **LAI-49**, LAI-39, LAI-116, LAI-118, LAI-46, LAI-102, LAI-32, LAI-103, LAII/4-14, LAII/4-19, LAII/4-11; Unidad 5-6: LAII/6-8, 6-18 y LP2/3-1; Unidad 6, Las Pilitas: LP1/7-15, LP1/7-34, LP2/8-12, LP2/8-35, LP2/8-11, LP2/8-42 y LP2/9-22.

4 ejemplares de la Sierra de la Estrella.- **SSE/10-26**, SSE/18-80, SSE/18-86, **SSE/18-117**.

***F-3-1-2) Forma externa** (tabla de variabilidad de la fig. 75).-

Corales de tamaño medio. El intervalo de variación está entre 20 y 60 mm de longitud y 12 y 17 mm de diámetro máximo. El valor medio respecto a la longitud es cerca de 40mm, algo mayor que en *Sochkineophyllum? rodriguezi*, aunque la media en el diámetro máximo es similar, alrededor de 13-14 mm.

La forma es curvada y ceratoide-cilíndrica, según el grado de apertura del perfil del cáliz y su profundidad. Así LAI-39 es típicamente ceratoide, con el cáliz muy profundo, mientras que LAI-49, es claramente cilíndrico, con un cáliz de profundidad media.

Ejemplares ceratoides de cáliz profundo son LAI-39, LAI-46, LAI-118, LP2/3-1, LAI-116 y LP1/7-15 (aprox. el 25%), éste último con un cáliz más abierto en su parte final que los demás. Al resto de los ejemplares se les puede considerar cilíndricos, o bien ceratoides con el cáliz de escasa profundidad.

La muralla externa es fina y lisa. No se observan rejuvenecimientos, pero en los ejemplares LAI-46 (fig. 68-4) y LAI-102 (fig. 68-5), están deformados singenéticamente por adaptación al sustrato, como demuestra la irregularidad de sus secciones principalmente apicales. SSE/18-117 (fig. 69-8) muestra en los cortes caliculares fenómenos de retracción e irregularidades en la muralla externa.

En suma la forma externa presenta una distribución y aspecto similar al del grupo anterior de *Sochkineophyllum?* sin diferencias mayores que los puedan distinguir, a no ser la posición de la fósula cardinal, que aunque es un rasgo interno, muchas veces es observable en el cáliz o en la muralla.

***F-3-1-3) Morfología interna.-**

El lado cardinal se desarrolla en la zona convexa del coral. Este carácter muestra varias excepciones, tales como los ejemplares LAII/4-11, SC/3-4 o LAI-116, en los que la fósula aparece en posición lateral.

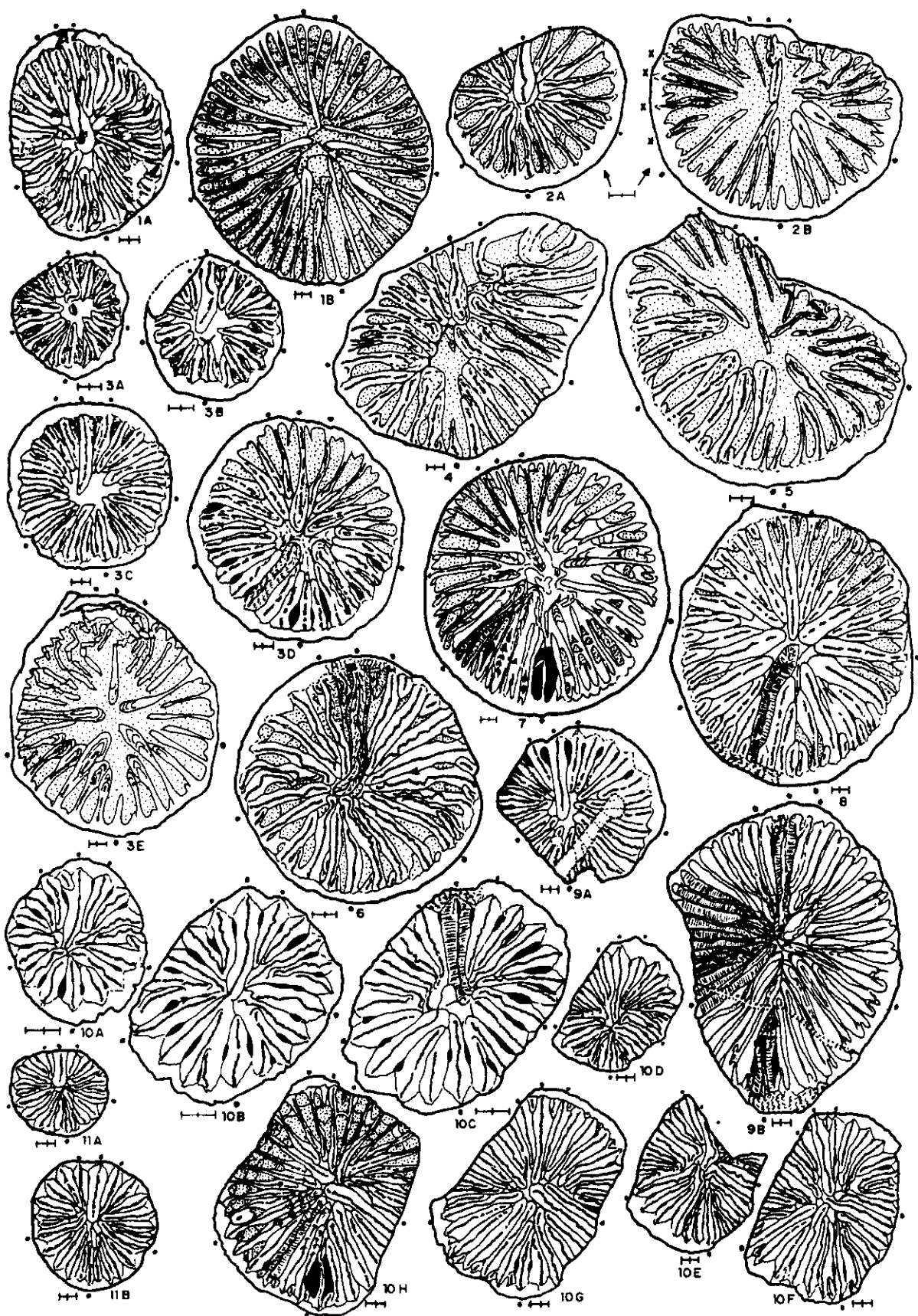
Figura 68.- Morfología interna en *Claviphyllum? sandoi* de los Santos de Maimona.-

1a-b.- SC/3-4 (este ejemplar tiene características morfológicas algo peculiares dentro del grupo).

2a-b.- LAI-103. Secciones transversales. 3a-d.- LAI-118. Secciones seriadas. 4.- LAI-46. Sección transversal. 5.- LAI-102. Sección transversal. 6.- LP2/3-1. Sección transversal. 7.- LP1/7-15. Sección transversal. 8.- LAI-49. Sección transversal. 9a-b.- LAII/4-19. Secciones transversales.

10a-h.- LP2/8-12. Secciones seriadas. 11.- LP2/8-102. Sección transversal.

Las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.



A pesar de tales excepciones, la disposición septal siempre es un reflejo de esta posición fosular, de tal modo que ya desde los cortes juveniles de menor diámetro (LP2/8-12 o LP1/7-34, ambos a 3,5 mm y LAI-39, LAI-116, LAI-118, LAII/4-11 y LAI-103 con secciones entre 4 y 5 mm) dicha disposición es radial (LP1/7-34, lám. XVII-8) o antipinnada (LP2/8-12, lám. XVII-6) o más corrientemente irregular (LAI-39, lám. XVII-7). En ninguna de estas secciones hay atisbos de fósulas alares o cardinales, los septos suelen llegar al eje y en ciertos casos (los menos) algunas LMN están unidas, aunque estas uniones sean esporádicas e irregulares (ver cortes seriados de LAI-118, fig. 68-3).

Desde estos primeros cortes podemos ya observar cómo el septo antípoda es claramente conspicuo y sin embargo los alares tienden a no sobrepasar la longitud del segundo septo alar. Esta igualación puede perseverar hasta el mismo cáliz (LP2/8-12, fig. 68-10) o bien irse reduciendo ligeramente el septo alar respecto al CL2 en al menos uno de los dos cuadrantes cardinales.

El septo cardinal, aún sin ser más largo que otros metaseptos adyacentes, no se reduce y adelgaza hasta la parte más alta del cáliz, en donde suele ocupar una fósula cardinal en forma de amígdala (por ejemplo LP1/7-34, fig. 69-6 ó lám XVII-1). Dicho contorno fosular es producido, como en otros grupos, por el tipo de disposición septal antipinnado, que marca una concavidad alrededor del septo cardinal.

En algunos casos en los que la curvatura está menos marcada y la fósula aparece peor localizada, no se registra una amígdala fosular (ver LAII/4-11, fig. 69-2), aunque tampoco, en dichos ejemplares, se llegue a desarrollar una morfología pinnada, con alares conspicuos, como la que es propia de *Sochkineophyllum? rodriguezi*.

Sin embargo, al igual que sucedía en el citado grupo, el desarrollo de la diferenciación en las longitudes septales tiene dos características esenciales, su asimetría y su variabilidad. Así, los septos reducidos, prácticamente nunca coinciden de un cuadrante a su homólogo y tampoco de un ejemplar a otro, pudiendo variar incluso dentro del mismo ejemplar (estas variaciones son, como en el caso anterior, similares a relevos, de modo que un septo reducido deja de serlo respecto a un adyacente etc..., ver sección seriada de LP2/8-12, fig. 68-10).

Al igual que con la diferenciación septal, sucede con el número septal y la densidad, que como demuestran los datos tomados para un diámetro de 11,5 mm en todos los ejemplares, supone una gran asimetría y variabilidad y una vez más obliga a considerar la posibilidad de formas enanas, con bajo diámetro y número septal pero rasgos de madurez típicos (por ejemplo LP2/8-35, fig. 69-1).

La principal diferencia en cuanto a la distribución septal respecto al grupo principal de *S.? rodriguezi* es el mayor desarrollo de los cuadrantes cardinales, que llegan a alcanzar una media de 5-6 metaseptos. Sin duda este hecho puede estar relacionado con el desarrollo más radial y antipinnado de esta especie.

Figura 69.- Morfología interna en *Claviphyllum? sandoi*, ejemplares de los Santos y de la Sierra de la Estrella.-

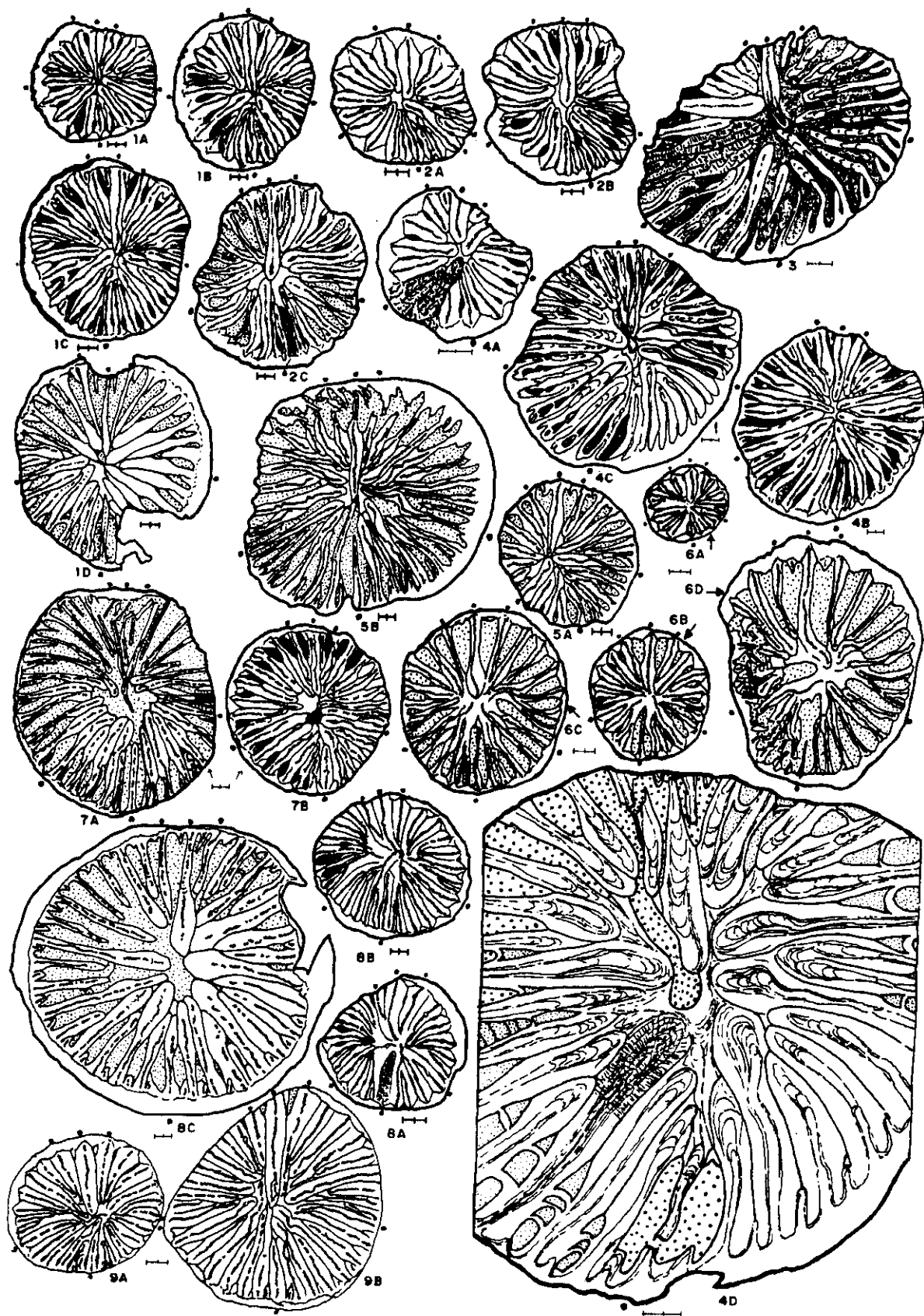
*Ejemplares de los Santos de Maimona:

1a-d.- LP2/8-35. 2a-c.- LAII/4-11. 3.- LAII/6-18. 4a-d.- LAI-39 (holotipo). 5a-b.- LAI-116.
6a-d.- LP1/7-34.

*Ejemplares de la Sierra de la Estrella:

7a-b.- SSE/18-86. 8a-c.- SSE/18-117. 9a-b.- SSE/10-26.

Las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.



Los cuadrantes antípodas son también característicos hacia el cáliz, pero no por su densidad o su aceleración, equiparables a las descritas en *S. ? rodriguezi*, sino por la modalidad peculiar de inserción de los últimos SM. En LP1/7-15 (lám. XVII-8) por ejemplo, podemos observar cómo estos últimos septos no se insertan apoyados en la muralla externa sino en la cara antípoda del septo alar adyacente y después se desarrollan con LMN marcadamente tortuosas (ver también LP2/3-1, lám. XVII-2 ó LAI-39, lám. XVII-7).

La evolución de la disposición septal hacia el cáliz es escasa y se marca principalmente en la consecución de longitudes septales más diferenciadas. Sin embargo, si el ejemplar tenía una sección juvenil irregular o ligeramente girada, suele mantener dicha tendencia hacia el cáliz, siendo raro el caso en el que estas situaciones se corrijan. Así LAII/4-11 (fig. 69-2) es irregular desde el ápice hasta el cáliz, LP2/8-35 (fig. 69-1) es radial desde el ápice hasta el cáliz y así la gran mayoría de los ejemplares estudiados.

Sin embargo parece haber cierta correlación entre la forma externa ceratoide de cáliz profundo y un desarrollo irregular o menos radial. Esto es obvio si comparamos ejemplares como LAI-39 (ceratoide y de disposición irregular) con LAI-49 (cilíndrico y de disposición radial). El ejemplar con una disposición septal más claramente antipinnada, es también el que alcanza una mayor anchura (LP1/7-15).

Un efecto secundario del desarrollo antipinnado es la retirada y adelgazamiento adelantado de los cuadrantes antípodas (lám. XVII-6). De este modo los cortes caliculares no muestran un septo antípoda típicamente sobresaliente, sino, más bien un antípoda adelgazado y que aunque aún es más largo que otros metaseptos antípodas, es mucho menos conspicuo que el citado septo en los cálices de un *Claviphyllum* típico (ver HUDSON, 1943) o de *Sochkineophyllum*. A pesar de todo, esta retirada diferencial no llega a ser tan marcada como en formas caninoides.

El trazo de los septos sólo llega a ser ligeramente ropaloide hacia la base del cáliz, coincidiendo con el máximo en la diferenciación de las longitudes (los dos ejemplares más ropaloides son LAI-118, lám. XVII-4 y SSE/117, lám. XVII-11). Aún así el final septal, definido como zona en donde la lámina media desaparece y los microelementos se disponen en arco, es bastante grande. Esto se traduce en dos circunstancias paralelas:

Por un lado se acrecienta hacia el cáliz la posibilidad de aparición de stirn-zone, como procesos de inestabilidad de la región axial del septo, consistente en la formación hacia la parte interna, de finales septales escalonados (ver fig. 70-4 y 6).

Por otro lado la zona axial, en donde convergen tales finales septales, tiende a abrirse, como consecuencia de los stirn zone cada vez más desarrollados (las LMN son cada vez más cortas y cada vez hay más escalones en el final septal).

Esto puede observarse perfectamente en tomas con luz directa de las láminas delgadas, en las que observamos preferentemente las líneas de crecimiento (ver las de ejemplares como LP1/7-15, LAI-39, fig. 69-4d o lám. I-K y L). Esta apertura puede llegar a desembocar en la formación de un hueco axial incipiente como sucede en el cáliz de SSE/18-86.

La estructura de la mayoría de los ejemplares es bastante compacta, por tanto las tábulas son bastante escasas y mal desarrolladas. Cuando aparecen tienen el mismo carácter que las tábulas descritas en el grupo anterior, es decir, que son incompletas, periféricas, muy inclinadas y suelen mostrar cortes transversales apuntados.

Una excepción la constituyen los ejemplares de Sierra Cabrera, de la unidad tres de la Cuenca de los Santos. Ambos ejemplares, de forma cilíndrica, tienen secciones juveniles típicas, pero cuando el coral marca un cambio en la curvatura y se desarrolla recto hasta el cáliz, la estructura se abre, dando paso a un amplio desarrollo tabular. Unido a esta característica va

también unido un gran desarrollo de los septos menores. Dichos septos, que en el resto de los ejemplares tienen un desarrollo claramente escaso, llegan a alcanzar en SC/3-4, casi hasta la mitad del mayor adyacente con el que son contratingentes y las tábulas demuestran un carácter biforme, aunque no totalmente desarrollado.

Vemos, que al igual que en la especie anterior, el mayor desarrollo de los Septos menores y de las tábulas coincide con la apertura de la estructura y la pérdida de la compacidad por un crecimiento verticalizado más desarrollado. En este caso, principalmente respecto a SC/3-4, hay un paralelismo con SC/3-1 (clasificado como *Sochkineophyllum*? sp.) con la gran diferencia del desarrollo microestructural, claramente distinto en ambos grupos. Estos ejemplares a su vez muestran claras relaciones con el género *Duplostella*, representado en SC por SC/3-10 (fig. 79-2).

Dentro del grupo aparece el ejemplar LAI-103 (fig. 68-2) algo aislado del resto, caracterizado por su pequeño tamaño y por desarrollar septos dobles o carenados en el cáliz. Estas carenas irregulares tienen el aspecto de ser patológicas, aunque esto podría ser discutible, sobre todo si aparecieran nuevos ejemplares con estas características. Además del carenado, el ejemplar tiene una microestructura tripartita y una reducción más marcada de los alares, lo cual le relaciona más directamente con los verdaderos *Claviphyllum*.

*F-3-1-4) *Microestructura*.-

C.? *sandoi* se caracteriza por una marcada microestructura fibronormal con LMN completas hasta el cáliz. La ausencia total de LMC tanto en septos mayores como en septos menores diferencia este grupo de la forma anterior, que muestra un desarrollo paralelo y similar en muchos otros rasgos.

La muralla externa es fina y de naturaleza lamelar. La organización del tejido es en zig-zag angular como podemos observar en la sección juvenil de SC/3-4 (lám. XVIII-6). Este zig-zag responde a una organización espacial en caja de huevos (sección tangencial de la muralla en el mismo ejemplar) aunque dicha organización es claramente más laxa que en los casos en los que el zig-zag es ondulado (por ejemplo *Amplexizaphrentis*? *hispanica*).

El esquema tripartito observado en las fases juveniles de la mayoría de los ejemplares de *S.?* *rodiguesi* también aparece en muchos de los ejemplares del presente grupo y siempre más abundantemente en las secciones juveniles.

El ejemplar que mejor desarrolla este esquema es LP2/3-1 (ver lám. I-H y fig. 70-7). Con dicho ejemplar realizamos un estudio al microscopio electrónico de barrido en secciones transversal y longitudinal, así como en lámina delgada (ver lám. I-G).

En las tomas en las que aparece aumentada la LMN observamos una mayor organización que en otras LMN descritas en otros taxones.

Los microelementos granulares muestran una tendencia fibrosa que da aspecto de "cremallera" a la LMN. En el eje mismo los gránulos parecen tener una organización divergente. Esta organización dentro de la LMN podría ser tomada como precursora de los stirn-zone como parece indicar su aparición en las LU realizadas en LAI-49 (lám. XVIII-7 y 8 y fig. 70-5) o en SC/3-4, aunque esta conclusión necesita una investigación más profunda.

Dichos elementos de la LMN de LP2/3-1 son de mucho menor tamaño que las lamelas adyacentes, dispuestas claramente en diedro abierto y que más tarde dan lugar a las fibras gruesas de la capa externa fibronormal. En la fotografía de la lám I-H se observa cómo la recrystalización de la matriz de grano fino "ensucia" de óxidos las regiones esqueléticas adyacentes. En este proceso algunos cristales fibrosos de la región fibronormal coalescen formando cristales de mayor tamaño.

El trazo de las LMN en aquellos ejemplares con un mayor desarrollo tripartito, suele ser

particularmente tortuosa, aunque la variabilidad de este caracter es bastante grande, apareciendo y desapareciendo en un mismo ejemplar.

El estereoplasma fibroso es tan dominante que en muchos ejemplares es la única fase estereoplásmica reconocible (ejemplar LAI-116, fig. 70-2). Así por ejemplo en la LU de LAI-49, se observa que toda la densidad de la estructura está formada por dicho tipo de tejido (lám. XVIII-7).

Las interrupciones en el tejido fibroso corresponden a capas lamelares más o menos desarrolladas. Las lamelas aparecen también en algunas regiones de contacto septal, formando sellos en los sumideros interseptales. Este tejido lamelar es bastante desorganizado.

El tamaño de las fibras aumenta desde el eje septal hacia la periferia (crecimiento agradable y texturación), aunque cuando se desarrolla hacia regiones de tamaño restringido, puede localmente disminuir en anchura y longitud (ver fotografía de la LU realizada sobre el ejemplar LAI-49, lám. XVIII-8), demostrando una vez más que el tamaño y la forma de los microelementos parece estar predominantemente controlado por la topología del cáliz y la orientación relativa del tejido.

El proceso de inestabilidad de las LMN, paralelo al proceso de apertura de LMN a LMC descrito para *Sochkineophyllum?*, es sin embargo completamente diferente a éste último, correspondiendo al fenómeno descrito por SCHINDEWOLF (1942) como *stirn-zone*. La LMN se divide en pequeñas unidades de crecimiento más vertical. Dichas unidades no llegan a tener un desarrollo totalmente cilíndrico y el eje de calcificación sólo actúa como productor de fibras hacia el centro del coral. En realidad son más bien como escalones o falsos finales septales que con luz directa están perfectamente remarcados por el desarrollo de un bandeado orgánico correspondiente a líneas de crecimiento (fig. 70-4 y 6).

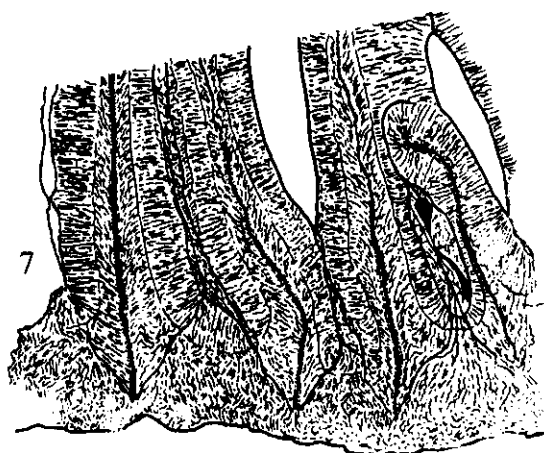
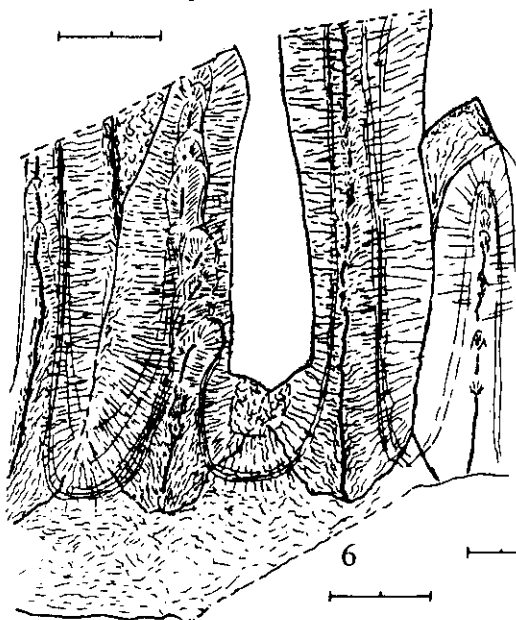
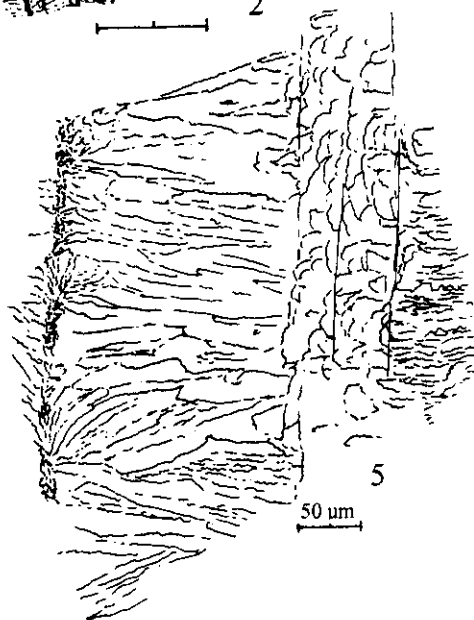
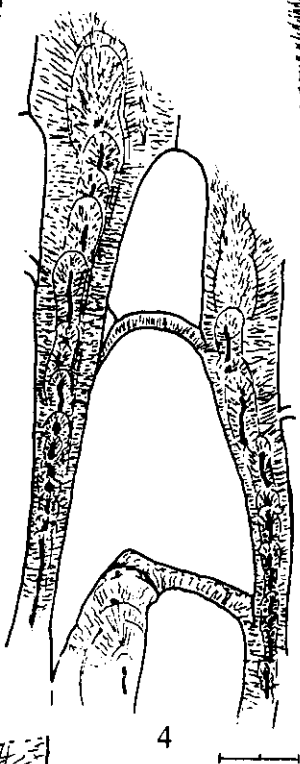
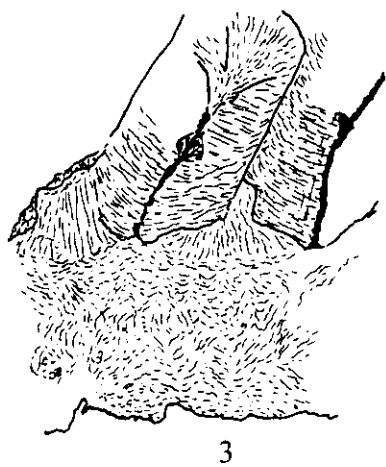
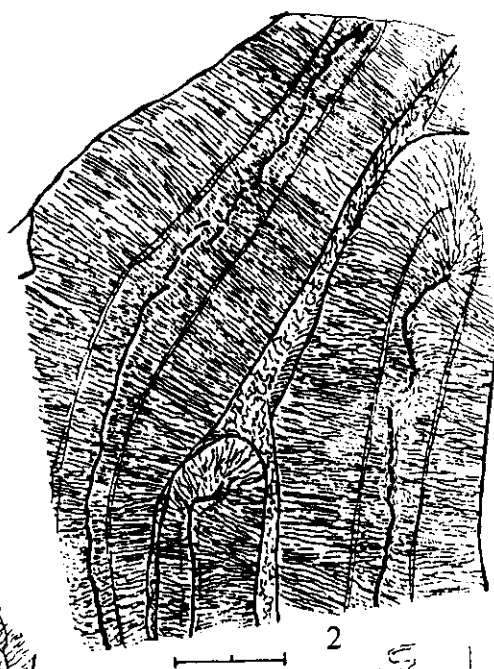
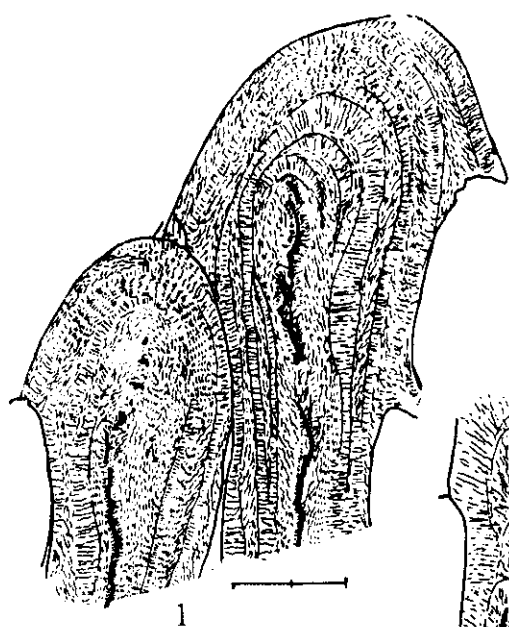
El bandeado orgánico está claramente remarcado en la zona calicular siendo más tenue en las zonas inferiores engrosadas (ver LAI-39, fig. 69-4d). Este efecto puede ser debido a que las líneas de crecimiento están más concentradas en la zona alta del cáliz que en su base, en donde el crecimiento fibroso tiene una componente principalmente transversal, respecto a la componente predominantemente vertical de la zona alta.

Este escalonamiento tan conspicuo es muy evidente en la LU calicular de SC/3-4 (fig. 70-4). En todos los casos estas regiones son el centro de nucleación de las empalizadas fibronormales del estereoplasma. La región más compleja, con una mayor diversidad en tamaños y formas cristalinas, concuerda precisamente con las proximidades de estas LMN, principalmente cuando el tejido lamelar no se desarrolla.

Por contra, varios ejemplares muestran un mayor desarrollo del tejido lamelar que incluso llega a ser predominante, aunque perdiendo su carácter tripartito, ya que en estos casos, aparece intercalado en bandas fibrosas alternantes.

Figura 70.- Microestructura en el plexo de *Claviphyllum? sandoi*.-

- 1.- LAI-118, microestructura en capas alternadas, lamelar-fibrosas.
 - 2.- LAI-116, microestructura fibronormal y LMN subdividida.
 - 3.- LAI-39, zig-zag angular en la muralla externa y contactos netos con un septo menor fibronormal.
 - 4.- SC/3-4, septo fibronormal en el cáliz, con fenómenos de *stirn-zone* o escalones frontales.
 - 5.- LAI-49, detalle microestructural de un septo fibronormal que pasa a lamelar en la zona externa y posteriormente vuelve a hacerse fibroso, aunque esta vez con elementos de menor tamaño.
 - 6.- LAI-39, zig-zag angular en la muralla externa y septos fibronormales con *stirn-zone*; relación de los contactos netos con líneas de crecimiento.
 - 7.- LP2/3-1, estructura septal tripartita.
- Salvo que se indique lo contrario, las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.



Esta microestructura que se afianza hacia el cáliz es característica en LAI-118 (detalle microestructural en fig. 70-1), LAI-46 y LAI-102, que además poseen septos más claramente engrosados en el cáliz, en lugar de aparecer finos, como en el resto del grupo. Estos ejemplares, como LAI-103, muestran una más clara reducción de los septos alares y en conjunto podrían ser distinguidos como una variedad diferente, aunque la variabilidad microestructural descrita para especies anteriores implica que de no existir un salto claro entre estas tipologías, el fenómeno debe ser descrito como variabilidad intraespecífica sin un rango mayor.

F-3-1-5) *Relación entre los ejemplares de SSE y los de Los Santos.

Los cuatro ejemplares provenientes de la Sierra de la Estrella marcan escasísimas diferencias con los ejemplares de Los Santos. Ninguna de estas diferencias llegan a definir a este grupo respecto al otro y son más bien propias de cada individuo. Así SSE/18-117, es el ejemplar de mayor tamaño y alcanza una evolución microestructural notable (gran desarrollo de los stirn-zone que alcanzan gran anchura) y una disposición completamente radial. El ejemplar 18-86 tiene un desarrollo alto de los Sm y apertura axial desde el primer corte (aproximadamente unos 9 mm) mientras que los otros dos no muestran peculiaridades importantes. Este gran parecido se extiende a las secciones juveniles, como podemos observar en las realizadas sobre 18-117.

F-4) *Discusión para el grupo de Sochkineophyllum?-Claviphyllum?

La intención al utilizar ambos géneros en la clasificación del grupo bajo este epígrafe ha sido reunir en ellos la posible discusión sobre la naturaleza de ambos géneros e intentar proponer acotamientos a sus definiciones así como la problemática del rango asignable a los caracteres que les son diagnósticos.

Existían otras posibilidades, principalmente introducir todo el grupo bajo un sólo género, ya fuera *Claviphyllum*, que tiene la ventaja de haber sido definido en el Viseense o *Sochkineophyllum*, cuya diagnóstico es más compatible con la de la mayoría de los ejemplares descritos.

También habría sido coherente definir géneros nuevos, por un lado basándonos en el concepto de Homomorfismo en el caso de *Sochkineophyllum* y por otro lado, en el caso de *Claviphyllum*, basándonos en la relación de éste con *Rotiphyllum omaliusi* propuesta por Hudson como rasgo esencial, así como las restricciones evidentes que se deducen del plan de inserción "claviphyloide" que, en sentido estricto, ha sido observado en pocos de nuestros ejemplares.

En el caso de la definición de taxones nuevos, el problema consiste en decidir si los dos grupos propuestos corresponden a géneros diferentes y por tanto los géneros propuestos habrían de ser dos, o bien si las diferencias entre ambos grupos serían subgenéricas y sólo habría que definir un género nuevo, posibilidad como sugiere la existencia de algún ejemplar de caracteres ambiguos entre ambos grupos y por el hecho de que ambos comparten desarrollos morfológicos paralelos similares, como son, diferenciación y distribución septal esencialmente asimétricas e irregulares, así como el tipo de septos menores, muralla externa y tábulas apuntadas, similar en ambos grupos.

Para tomar una decisión u otra debemos saber primero qué son realmente *Sochkineophyllum* y *Claviphyllum* hasta donde los datos bibliográficos nos lo permitan.

*F-4-2) *Sochkineophyllum* -

Como ya indicábamos en la introducción, el género *Sochkineophyllum* fue definido en el Pérmico y este hecho en sí resulta ya problemático para su utilización en el Viseense.

HILL (1981) en su diagnóstico del género indica que las fases juveniles no son conocidas. Sin embargo existen al menos 6 citas en las que se incluyen algunos datos, que si bien pueden ser considerados escasos, sirven al menos como punto de partida para una discusión.

Tanto en las descripciones originales de SHOSCHKINA (1925) sobre varias especies de *Plerophyllum* (*P. artiense* y *P. lophophylloides*) como en la reinterpretación de las mismas por GRABAU (1928, pg. 75) como género aparte (*Sochkineophyllum*), aparece figurada una sección tomada al comienzo de la fase efébrica. Dicha sección es sumamente compacta, de disposición radial y con una escasa diferenciación septal. En la misma, el septo cardinal no es típico de una organización "calophylloide"³ sino más bien parece formar parte de una ontogenia pinnada/radial similar a la de algunos ejemplares descritos por nosotros (el septo cardinal, si bien claramente acortado, tampoco muestra un desarrollo en longitud y anchura típico en *Calophyllum* o *Polycoelia*).

De un modo similar sucede con la sección juvenil figurada por MOORE & JEFFORDS (1941, pg.106) respecto a la especie americana del Pérmico inferior *S. mirabile*. La sección figurada en este trabajo es claramente inferior, menos compacta y con un aspecto pinnado poco diferenciado, en ningún caso calophylloide.

DE GROOT (1963, pg. 19, Lám. 2, figs. 5 y 6) define *S. corisense*, del Carbonífero superior de la Cordillera Cantábrica. En las figuras de la página 20 de dicho trabajo se observa que no llegan a desarrollarse tampoco ninguna fase calophylloide evidente.

Los datos sobre la ontogenia de este género han sido completados recientemente por RODRÍGUEZ & KULLMAN (1990, pg. 30, fig. 8) con la publicación de secciones seriadas de una especie nueva, también del Carbonífero superior de la Cordillera Cantábrica, *Sochkineophyllum accelerans*. En dicho material la ontogenia evoluciona desde pinnada a radial sin atravesar en ningún momento fases calophylloides.

Los únicos datos que avalan la hipótesis de que este género atravesaría una fase calophylloide similar a la de los géneros típicamente pertenecientes a la familia Polycoelidae, proviene de las consideraciones teóricas de SCHINDEWOLF (1942). Este autor considera que *Sochkineophyllum* sería como *Polycoelia* pero con una reducción hacia el cáliz del septo cardinal. Este autor no acompaña su hipótesis con ninguna descripción o redesccripción válida, únicamente la de un fragmento incompleto de la parte media de un ejemplar del Tournaisiense superior Alemán.

El corte figurado (que tampoco es calophylloide) resulta realmente cercano a secciones típicas de nuestros ejemplares de *S. ? rodriguezi*, tanto en la distribución septal como en el desarrollo de los septos menores, de hecho lo hemos incluido en la sinonimia de nuestra especie, aunque con dudas debido a lo incompleto del material y a la ausencia de datos microestructurales (la única información gráfica disponible consiste en un dibujo).

FEDOROWSKI (1973, pg. 102), basándose en el citado concepto de SCHINDEWOLF,

El término "calophylloide" hace referencia a una organización septal similar a la observable en el género *Calophyllum*, considerada por algunos autores como diagnóstica para los integrantes de la familia Polycoelidae. Esta organización se basa en el desarrollo de cuatro protoseptos dominantes dentro de un plan general Zaphrentoide; estos protoseptos son Cardinal, Antípoda y los dos Alares. Según el criterio dado por SCHINDEWOLF (1942), en *Sochkineophyllum* esta fase calophylloide se desarrollaría únicamente en las fases juveniles, desapareciendo después en el estadio epeheico avanzado por una reducción acelerada del septo Cardinal (ver también FEDOROWSKI, 1973, pg. 102). En este apartado tratamos de demostrar que en realidad ningún autor de los que han descrito especies genuinas de *Sochkineophyllum* del Carbonífero superior-Pérmico han citado ni figurado ningún estadio calophylloide en la ontogenia de las mismas.

describe detalladamente la ontogenia de uno de los ejemplares del Tournaisiense superior de Dania en Polonia, y define con él una especie nueva, *S. internectum*, incluida en el género. Esta especie nueva, posee claramente una fase juvenil calophylloide (pg. 103, fig. 7f-7i). El autor polaco defiende la idea de que este ejemplar representa una forma primitiva perteneciente al género Pérmico.

Además FEDOROWSKI considera que su ejemplar es cogenérico con el género del Morrowiense basal americano, *Empodesma* MOORE & JEFFORDS, 1945, ya que el mismo también está caracterizado por las citadas fases calophylloides (ver fig. 10a y 10b del citado trabajo). De este modo propone que dicho género es sinónimo de *Sochkineophyllum*, invalidándolo.

En nuestra opinión, dado que realmente no existe ninguna especie genuina del género que tenga alguna fase calophylloide verdadera, es obvio que la solución a la clasificación del ejemplar Polaco sería incluirlo en el género *Empodesma* en lugar de invalidarlo como sinónimo de *Sochkineophyllum*. Una cuestión pendiente sería la relación entre *Empodesma* y *Claviphyllum*, como más adelante intentaremos discutir.

*Leyenda de los cuadros de variabilidad de *Sochkineophyllum? rodriguezi* (Figuras 71-74) y *Claviphyllum? sandoi* (Figura 75).

El cuadro principal de cada figura está dividido en columnas verticales que corresponden cada una a un sólo ejemplar. Las siglas del espécimen están situadas en la parte superior de cada columna. En la longitud se representan los diámetros crecientes a intervalos regulares. Dentro de cada columna observamos ciertos caracteres que indican la evolución interna de los rasgos estudiados. Estos son:

- Cada punto numerado representa un corte transversal. Al lado del mismo se sitúa la fórmula septal. Cuando un número aparece acompañado por una flecha, el último septo insertado en ese cuadrante es sólo incipiente. Cuando, el número de la sección tiene una coma, significa que la sección es inversa.

- Una I significa el comienzo de la retirada del septo cardinal y la apertura de la fósula. Cuando aparece encerrada en un círculo la retirada se ha verificado por completo.

- Una cruz señala la aparición de los septos menores periantipodas (Km). Encerrada en un círculo, la cruz significa un desarrollo máximo de dicho caracter.

- Un asterisco representa la aparición y desarrollo de los septos menores. Encerrado en un círculo significa un desarrollo máximo dentro de este caracter.

- Por último una cruz, en el mismo sentido que los símbolos anteriores, representa la primera aparición y desarrollo de las tábulas.

- Además se incluyen datos del número de septos a los 10-11 mm de diámetro, al final de cada columna junto con una estimación de la ovalidad de la sección (la pareja de números indica la diferencia entre el diámetro máximo y el mínimo desde el primer corte (el primer número) hasta el último.

La correlación con la longitud del ejemplar se puede cotejar con los esquemas de la morfología externa a escala natural (excepto en la fig. 75, donde la imagen ha sido reducida al 90%). En cada esquema de la forma externa colocamos los cortes medidos en el diagrama superior y anotamos los siguientes datos:

- Sigla completa, encerrada en un recuadro en la parte inferior.

- Longitud vertical (sin tener en cuenta la curvatura)

- Profundidad del cáliz (en el lateral concavo del ejemplar se sitúa una fracción que representa la porción de la longitud total ocupada por el cáliz (su base se indica con una línea más marcada)-

- Una I encerrada en un círculo señala la zona en donde el septo cardinal comienza a retirarse y por tanto la posición de la fósula cardinal respecto a la curvatura.

- También en el lateral del ejemplar o bien en la parte inferior de las columnas del gráfico superior se coloca el tipo de forma externa observado. Una A encerrada en un círculo significa forma ceratoide-trocoide, una C sin embargo indica una forma cilíndrica, mientras que una B se refiere a un estadio intermedio entre estas dos.

- En algunos gráficos aparecen otros símbolos, por ejemplo en la fig. 72 se señala la aparición de los septos menores periantipodas (Km), mientras que en la fig. 73 se ha incluido como dato la inclinación de la base calicular (número a la derecha de la sigla).

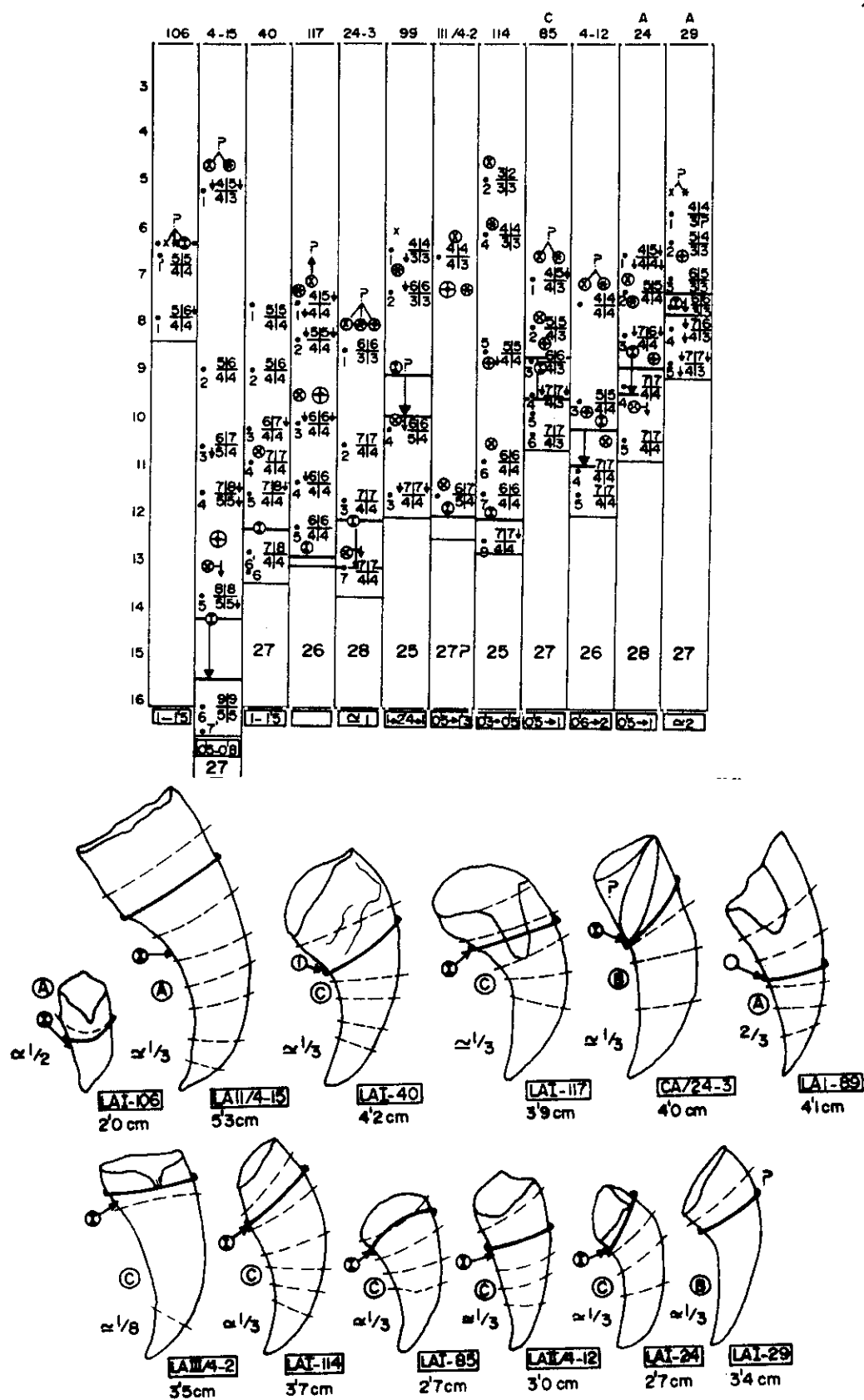


Figura 71: Variabilidad y formas externas en *Sochkineophyllum rodriguezi* (I).

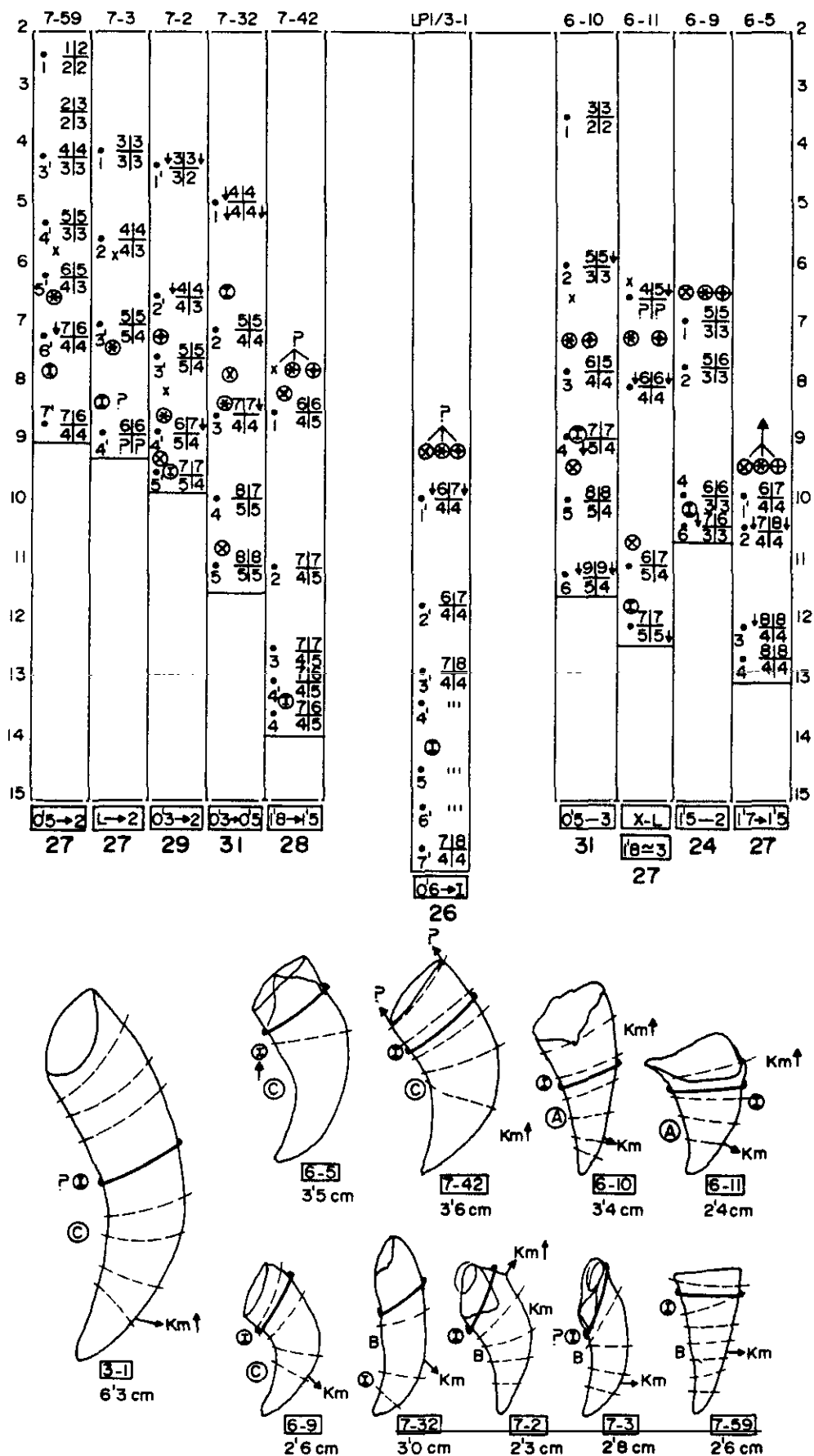


Figura 72: Variabilidad y formas externas en *Sochkineophyllum rodriguezi* (II).

	8-5	8-11	8-17	8-13	8-61	8-60	8-34	8-2	8-1	8-31	8-54	8-94	8-44	8-64	8-63
2															
3															
4															
5															
6															
7															
8															
9															
10															
11															
12															
13															
14															
15															
	C	C	C	C	C	C	B	B	A	A	A	A	B	A	A
					R-2			Cd+Lat			Cd+Lat		Ond.	R-2	R-2
	27	30	27	30	27	28	27	27	27	28	27	30	28	27P	28

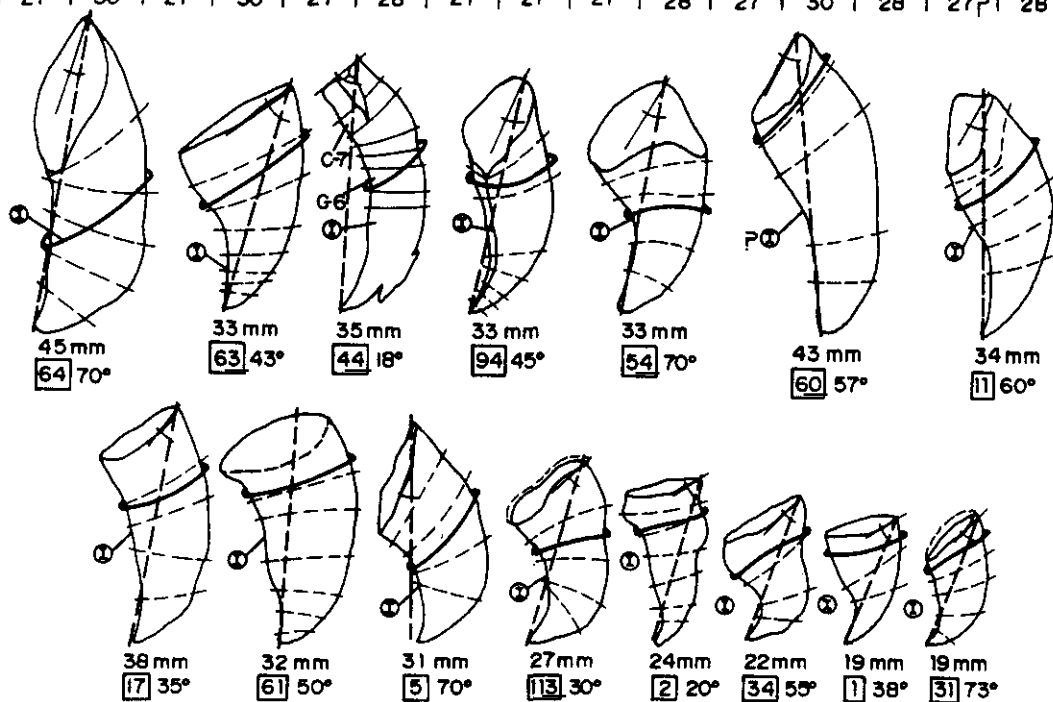


Figura 73: Variabilidad y formas externas en *Sochkineophyllum rodriguezi* (III).

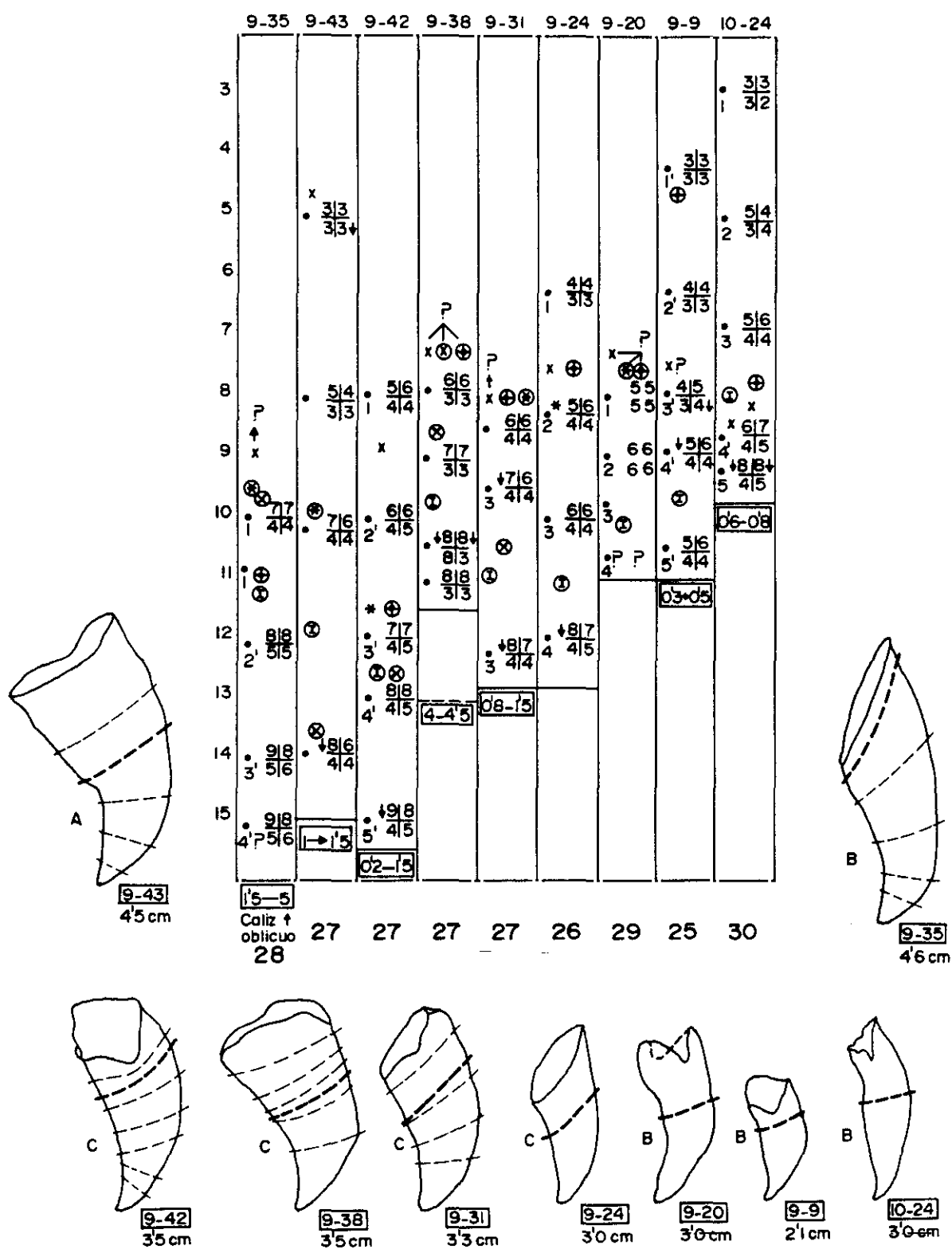


Figura 74: Variabilidad y formas externas en *Sochkineophyllum rodriguezi* (IV).

Así pues, tanto nuestros ejemplares como los citados de modo informal por HUDSON (1942b) como "*Shochkineophyllum*" y aún no descritos (los hemos incluido de momento en la sinonimia de nuestra especie *S. ? rodriguezi*) son compatibles a grandes rasgos con la ontogenia de las especies genuinas del Carbonífero superior-Pérmico en el sentido de que ésta es pinnada a pinnada-radial, de que los septos directores del crecimiento son los alares y el antípoda y en que la diferenciación y distribución septales son asimétricas e irregulares. Las diferencias morfológicas mayores son, por un lado el desarrollo del conjunto menores-tabulario, escasamente diferenciado o característico en las formas genuinas (menores reducidos y tábulas sin desarrollo de apuntamientos) y la posición indiferenciada o convexa de la fósula cardinal de las mismas.

Las citadas diferencias no parecen suficientes para definir un género nuevo y esta fue la causa de que en el pasado incluyéramos los ejemplares dentro de *Sochkineophyllum*.

Sin embargo a las citadas diferencias se une una más que nos parece realmente importante, como es la microestructura conocida de las formas genuinas, radicalmente diferente de *S. ? rodriguezi* (aunque algo menos de la descrita para *C. ? sandoi*). Todas las figuraciones de ejemplares del Carbonífero superior-Pérmico implican que los septos de los mismos son fibronormales y desarrollan nítidas LMN completas hasta los cortes caliculares.

Esta información es por supuesto totalmente insuficiente, sin embargo, en el trabajo de RODRÍGUEZ & KULLMANN (1990, fig.12-5) se figura y describe satisfactoriamente la microestructura de una de las especies de la Cordillera Cantábrica. Pensamos que no es completamente imprudente hacer válida dicha descripción para el resto de especies de dichas edades, máxime cuando todas las figuraciones indican el desarrollo de LMN totales hasta el cáliz. Esto equivaldría a aceptar que el género originalmente posee una microestructura marcadamente fibronormal, e incluso dicha microestructura afecta a la muralla externa que deja de ser lamelar. En este tipo de septos, similar al que describiremos para las especies de nuestro género *Pentaphyllum*, está totalmente ausente la posibilidad de septos tripartitos, aunque el desarrollo de stirn-zone es bastante común.

La lejanía microestructural, unida a las diferencias morfológicas, sustentarían perfectamente la posibilidad de definir un género nuevo para los ejemplares con plan de inserción tipo "*Shochkineophyllum*" del Carbonífero inferior, sin embargo el conocimiento de las formas originales sigue siendo escaso y sería necesario conocer la variabilidad de los rasgos en poblaciones significativas de las mismas, para poder asegurar que la conclusión obtenida en este trabajo es correcta.

Es también obvio, que si definiéramos dicho género basándonos como rasgo esencial en su plan de inserción, el grupo de *C. ? sandoi* debería quedar fuera del mismo, a pesar de que microestructuralmente es aparentemente más parecido a las especies originales, de las que se diferencia por no poseer alares directores y por desarrollar una muralla externa lamelar en zig-zag y septos que parcialmente muestran una organización tripartita.

*F-4-3) *Claviphyllum*?.-

La diagnóstico de este género muestra un esquema septal claramente definido, muy regular y perfectamente simétrico (ver diagnóstico y comentarios del grupo escritos más arriba). Esta semejanza se ve apoyada por la definición de varias especies en las que se describe y figura correctamente tanto ontogenia, como secciones longitudinales y variabilidad. HUDSON (1942a) y HUDSON & FOX (1943) hace hincapié en la relación de estas formas con otras del género *Rotiphyllum*, también propuesto por él.

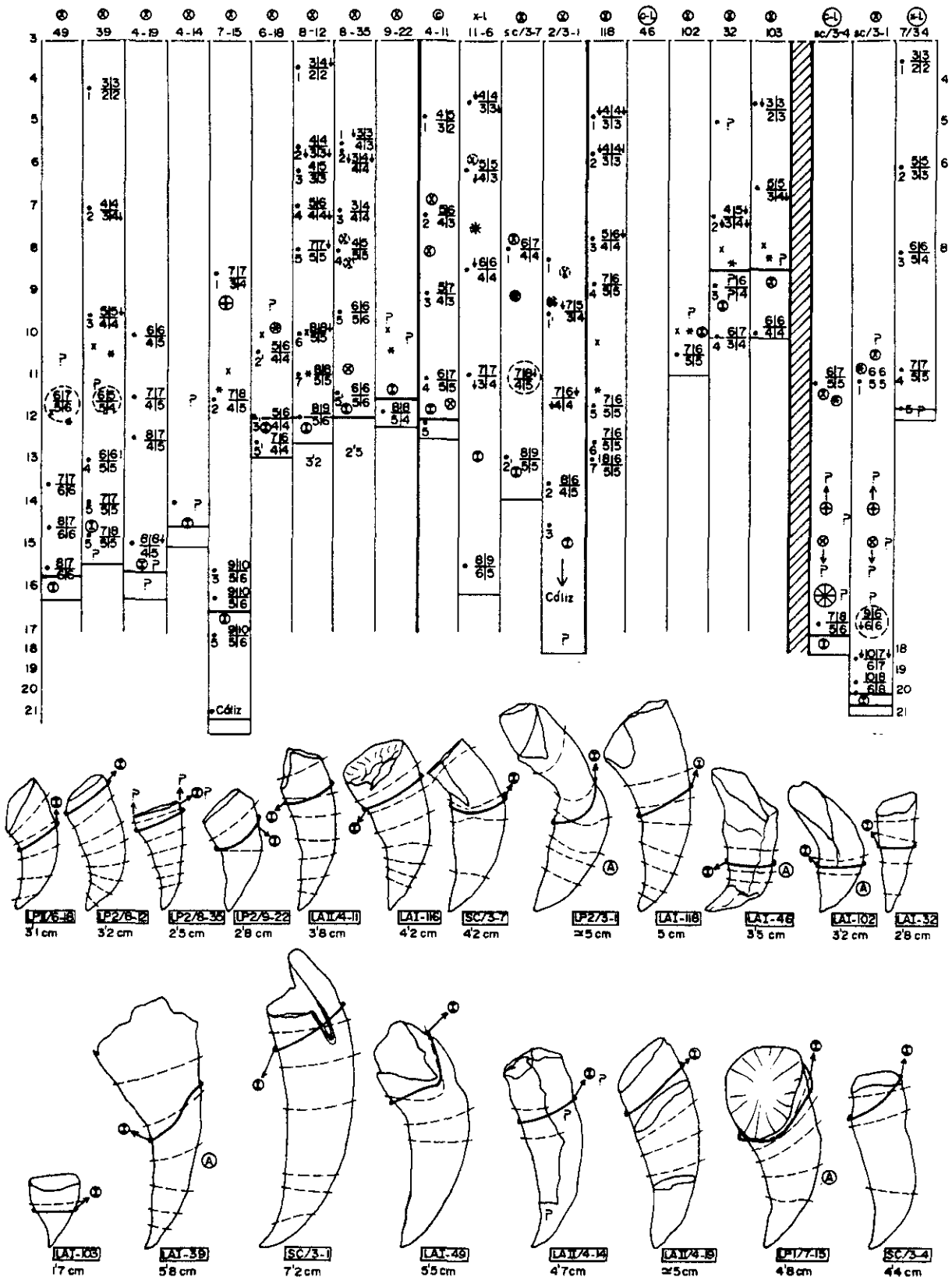


Figura 75: Variabilidad y formas externas en *Claviphyllum? sandoi*.

En la ontogenia de *Claviphyllum* no hay ningún estadio calophylloide y la diferenciación septal se sugiere que está propiciada por una disposición septal fasciculada o palmada en los estadios juveniles (dicha disposición es similar a la de algunas especies de *Rotiphyllum*). Esta disposición no se observa en los ejemplares de nuestra especie aunque sí aparece, siempre de modo peculiar en cada caso, en otros grupos estudiados en esta Tesis (ver discusiones de *Saleelasma alta*, *Amplexizaphrentis? hispanica* o bien del género *Convexiphyllum*).

Sin embargo la característica más chocante de las especies originales de *Claviphyllum* si las comparamos con nuestros ejemplares (y no sólo con *C.? sandoi*, sino con todos aquellos que desarrollan diferenciación septal con reducción alar), es la regularidad y la simetría de dicha diferenciación en las mismas. Esta regularidad sólo ha podido ser observada en *Ufimia bradbournensis* (ver apartado correspondiente).

A pesar de todo, el hecho de que la microestructura del *Claviphyllum* original, no ha sido todavía descrita (sólo podemos decir que en los ejemplares figurados en los trabajos de HUDSON, todos los ejemplares desarrollan LMN hasta el cáliz) no cierra completamente las posibilidades de una cierta relación con nuestros ejemplares.

Varios géneros de Hapsiphyllidos del Carbonífero inferior estarían más claramente relacionados con *Claviphyllum* que *C.? sandoi*. Géneros como *Longiclava* EASTON, y otros similares (ver discusión en *Amplexizaphrentis? hispanica*) sólo se diferencian por la posición de la fósula cardinal, caracter que como hemos visto para otros grupos no suele tener por sí sólo un valor mayor que el específico.

FEDOROWSKI (1973) en la discusión sobre el ejemplar descrito por él como *S. internectum*, al que ya nos hemos referido con anterioridad, indica la posible relación de su ejemplar con *Claviphyllum*. En dicha discusión el autor centra la comparación en los septos menores, sin nada del plan de inserción, ni las secciones juveniles de *Claviphyllum*, claramente diferentes de las de su ejemplar.

Para FEDOROWSKI, *Claviphyllum* debería ser revisado, argumentando para ello, la falta de datos respecto a la variabilidad de los septos menores. En dicha discusión se sugiere que *Claviphyllum* quizás debería restringirse a las formas con septos menores contratingentes, quedando *C. hillae* (que no tiene septos menores), asociado a su ejemplar y quizás dentro de *Sochkineophyllum* o de un género nuevo.

A nuestro entender, el valor dado a los septos menores en los trabajos de HUDSON, es coherente y aunque a veces no esté de acuerdo con nuestras interpretaciones (ver discusión sobre *Saleelasma alta*) no hay razón para pensar que, existiendo muchas otras similitudes, *C. hillae* no perteneciera al género *Claviphyllum*, tal y como sugiere FEDOROWSKI.

En realidad pensamos que lo que sucede es que el autor polaco se olvida de *Empodesma*, al considerar que este género es decididamente sinónimo de *Sochkineophyllum*, cuando en nuestra opinión es un género completamente válido.

Sgún todo lo expuesto, es obvio que en realidad pensamos que dado el actual conocimiento y definición del género *Claviphyllum*, las dudas respecto a su utilización en el material descrito por nosotros, serían aún mayores que en el caso de *Sochkineophyllum*. Aún así, la utilización del género es útil porque recoge una problemática establecida desde antiguo, sobre la relación entre *Claviphyllum*-*Sochkineophyllum*.

F-4-4) **Relaciones a nivel familiar y genérico.-**

Si *Sochkineophyllum* realmente no tiene estadios juveniles calophylloides, no debería permanecer en la familia Polycoelidae, ya que los citados estadios calophylloides son diagnósticos de la misma. Así quizás debería ser descrito, o bien como perteneciente a la familia

Lophophyllidae, o bien como un Hapsiphyllido un tanto especializado.

De hecho, respecto a la primera posibilidad, algunas de las especies de *Lophophyllidium* definidas en el Pennsylvaniense basal por MOORE & JEFFORDS (1945), como por ejemplo *L. conoideum* (pg. 95), son similares a *Sochkineophyllum*. La principal diferencia entre ambos géneros sería por un lado la ausencia de un desarrollo columelar en *Sochkineophyllum* y por otro lado, la ausencia de una diferenciación septal en *Lophophyllidium*. Las formas americanas citadas podrían considerarse morfológicamente intermedias entre los dos géneros, pues muestran ambas características juntas.

En cuanto a la segunda posibilidad, podemos decir que son varios los géneros descritos dentro de Hapsiphyllidae que muestran, aunque de modo poco marcado, una diferenciación incipiente en las longitudes septales (por ejemplo *Longiclava* o *Neozaphrentis*).

El hecho de que la diferenciación septal así como las fórmulas septales, sean claramente asimétricas e irregulares y se desarrollen a partir de una disposición pinnada juvenil, parecen indicar que este tipo de desarrollo podría tener un valor menor del que normalmente se le otorga. En este sentido sería mucho más plerofilóide el género *Claviphyllum* en sentido estricto (en realidad este género es incluido en la familia Antiphyllidae), como así lo indica la regularidad en el desarrollo de su diferenciación septal (no así *Claviphyllum? sandoi* también irregular).

En nuestro caso existen dos grupos dentro de la colección, claramente relacionados con *Sochkineophyllum?*. La relación es evidente entre las formas pinnadas de *S.? rodriguezi*, como por ejemplo LP2/8-94 (fig. 65-9), con los componentes del género *Zaphrentites* tan abundantes en la unidad 4 de La Alameda, en la Cuenca de los Santos.

En los ejemplares de *Zaphrentites* puede observarse una tendencia clara a un mayor desarrollo del septo antípoda hacia el cáliz (grupo F). La gran diferencia entre ambos grupos, es que en *Sochkineophyllum*, a partir de un momento dado (que es altamente variable en el conjunto total de los ejemplares) se produce el cambio a un desarrollo desigual, muchas veces relacionado con un hábito de crecimiento más vertical así como con la posibilidad de alcanzar un mayor tamaño.

Otra forma claramente relacionada con *Sochkineophyllum?* es el género nuevo *Duplostella*. Este género es cercano microestructuralmente, así como en los caracteres de tábulas y septos menores. Se diferencia principalmente en que es radial (aunque desarrolla normalmente algo de giro axial), con la fósula en el lado convexo, un mayor desarrollo de los menores contratingentes y las tábulas (cuando aparecen son bifformes) y con longitudes septales homogéneas.

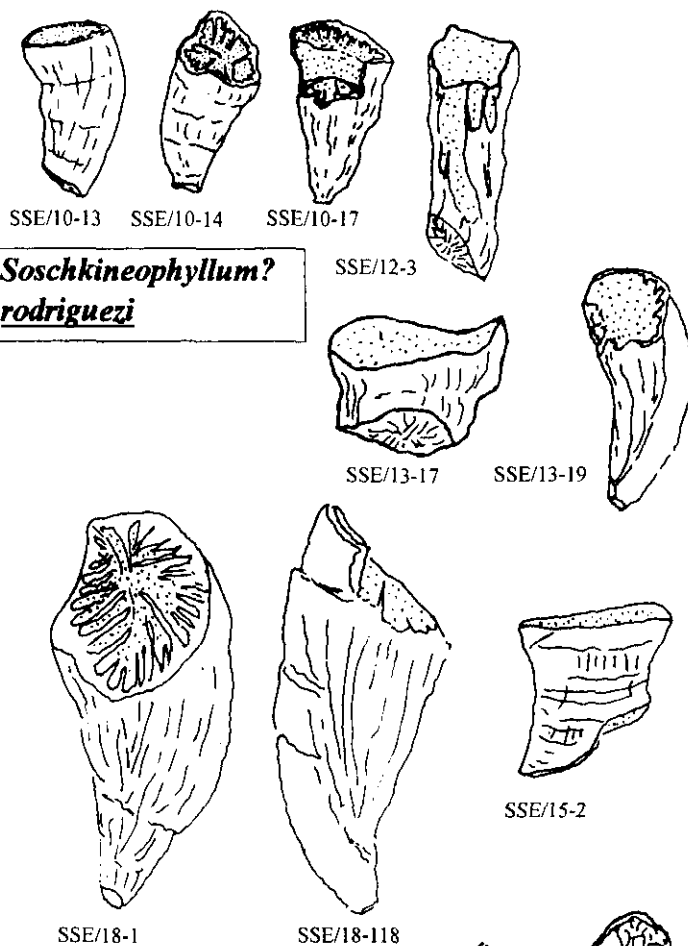
En cuanto a *Claviphyllum? sandoi*, sus relaciones son algo más complicadas, con la única excepción del propio *Sochkineophyllum?*. La ontogenia antipinnada parecería relacionarlo con *Rotiphyllum* (al igual que sucede con *Duplostella*), sin embargo en este caso la relación está muy traída por los pelos, ya que la diferencia microestructural es aún mayor y el desarrollo del pinnamiento, forma de la fósula, aspecto de la región axial etc... son marcadamente diferentes.

Curiosamente el grupo que muestra una mayor afinidad es el propio *Zaphrentites* sp. De hecho, en el plexo de variación del citado grupo, observamos una tendencia (ver grupo E de *Zaphrentites* sp.) hacia la fasciculación incipiente de los diferentes sectores. Dentro de los ejemplares de *Claviphyllum? sandoi*, aquellos con un cáliz más profundo, un mayor desarrollo de la irregularidad septal y una microestructura tripartita mejor establecida (ver LP1/3-1 o LP1/7-34) parecen continuar la tendencia latente que define el citado grupo E de *Zaphrentites* sp.

Esta relación explicaría a su vez la relación entre *Claviphyllum?* y *Sochkineophyllum?* e implicaría que ambos son realmente cercanos y que *Zaphrentites* sp. es un taxón en cierto modo inexistente.

Grupo de *Soschkineophyllum*?-*Claviphyllum*? en la Sierra de la Estrella

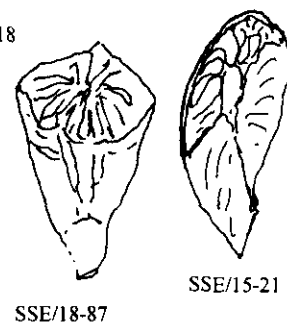
Sigla	Diám.	Nº sept.	Fórmula
SSE/13-19a	10	30	
b	12,5	32	8-8/5-5
SSE/13-17a	10	26	
b	18	30	8-8/4-4
SSE/12-3a	10	27	
b	13	28	6-6/5-5
SSE/18-83a	10	30	
b	11,5	31	8-9/5-3
SSE/10-13a	7,6	23	5-5/3-4
b	9,5	26	6-6/4-4
c	11	28	7-7/4-4
SSE/10-17a	4,3	19	3-3/4-4
b	7,5	21	3-4/4-4
c	11,8	25	5-5/4-5
SSE/10-14a	5,5	23	5-4/4-4
b	7,5	26	6-5/4-5
c	10,5	29	8-6/4-5
d	13	32	8-8/5-5
SSE/15-2	15	37	10-11/5-5



Soschkineophyllum?
rodriguezi

Sigla	Diám.	Nº sept.	Fórmula
SSE/18-1a	4,4	19	3-4/3-3
b	16,5	38	10-9/6-7
d	24	40	10-11/6-7
SSE/18-118a	7,5	28	6-6/5-5
b	10,5	33	7-8/6-6
c	22	41	10-11/7-7
SSE/15-21a	10	33	
b	20	40	10-10?/7-7?
SSE/18-87a	10	32	
b	16	36	9-8/6-7

Soschkineophyllum?
rodriguezi var. *gigante*



Sigla	Diám.	Nº sept.	Fórmula
SSE/18-80	10,8	29	7-7/4-5
SSE/18-86a	10,8	29	7-7/4-5
b	15,9	33	9-9/5-4
SSE/10-26a	7,5	26	6-5/5-4
b	11,5	33	7-8/6-6
SSE/18-117a	6	23	5-6/3-3
b	9,1	27	7-7/4-3
c	20,8	34	9-9/5-5

Claviphyllum? *sandoi*

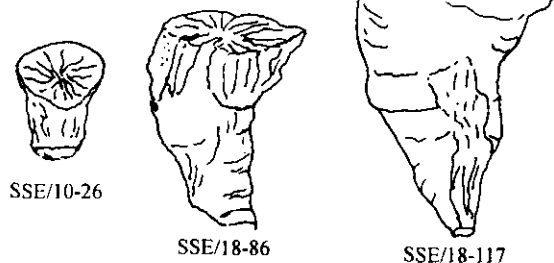


Figura 76: Dimensiones y morfología externa de *Soschkineophyllum?* y *Claviphyllum?* en la Sierra de la Estrella.

Según nuestros propios datos podemos defender la relación directa entre el grupo de *Sochkineophyllum?*-*Claviphyllum?* y *Zaphrentites*. Dicha relación es estrecha a todos los niveles, tanto morfológica como microestructuralmente, siendo el primero, un grupo de formas más derivadas (gracias a sus rasgos derivados podemos definir con ellos taxones nuevos) mientras que el segundo sólo muestra dichos rasgos como algo incipiente y muy heterogéneo.

Este tipo de relación se puede deducir de los datos de otros trabajos en los que aparecen también este tipo de formas. Así sucede claramente en el caso de las faunas del Carbonífero superior de la cordillera Cantábrica:

La especie *Zaphrentites clithria*-*Sochkineophyllum corisense* definidas por DE GROOT (1963) han sido descritas microestructuralmente por RODRÍGUEZ & KULMANN (1990). Ambas especies son claramente fibronormales, aunque la segunda alcanza un mayor desarrollo de la inestabilidad de las LMN y la muralla es enteramente fibrosa, mientras que en la primera los septos fibronormales son simples y la muralla es de microestructura lamelar en zig-zag angular. El grado de diferenciación morfológica es incluso algo menos radical que en el caso de *Zaphrentites* sp. y *Sochkineophyllum? rodriguezi* (en la Cantábrica no ha sido descrita ninguna forma parangonable a *Claviphyllum? sandoi*).

Desde este punto de vista, ambos pares de géneros pertenecerían a familias microestructurales diferentes, donde las formas pinnadas (asociadas al género *Zaphrentites*) podrían ser interpretadas como elementos indiferenciados del plexo.

Sin embargo, esto no está totalmente claro, como demuestran los datos que correlacionan cambios microestructurales, como las aperturas mesoplásmicas, con desarrollos morfológicos externos probablemente controlados ambientalmente (desarrollo cilíndrico).

Existe la posibilidad de que algunos rasgos microestructurales tengan mayor valor taxonómico que otros. O también que el grado de conocimientos que estamos utilizando sea inadecuado para describir la unidad microestructural y su significado.

Así, aunque la correlación entre las LMC y el crecimiento cilíndrico ambientalmente controlado, sea evidente, esto no significa que el desarrollo de LMC no sea taxonómicamente significativo. Salvaríamos su valor, si le dieramos su significado como potencialidad. Así diríamos que en la stirpe de *Sochkineophyllum? rodriguezi*, cuando el medio ambiente presiona en un determinado sentido, el coral está preparado para reaccionar con un crecimiento verticalmente más eficiente, que transforma una organización pinnada en otra plerofiloide asimétrica. Este desequilibrio es solucionado microestructuralmente, mediante la apertura de mesoplamas aserrados hacia el cáliz.

Al mismo problema ambiental (pues recordemos que las formas externa entre ambas especies son muy parecidas), *Claviphyllum? sandoi* reacciona morfológicamente de modo similar, esto es, mediante un desarrollo Plerophylloide asimétrico, sin embargo su solución microestructural es marcadamente diferente, cambiando las aperturas de las LMN por el desarrollo de estas LMN en stirn-zone fibrosos.

Ejemplares como SC/3-4 del grupo de *Claviphyllum? sandoi* corroboran nuestras conclusiones, ya que cuando cambia la curvatura el crecimiento vertical permite un desarrollo morfológico completamente abierto, perfectamente paralelo al de otro ejemplar de SC, SC/3-1, incluido en el primer grupo. El desarrollo morfológico entre ambos es comparable, sin embargo la evolución microestructural es tan diferente que sitúa a cada uno en relación a un grupo distinto.

Bajo la citada explicación tendríamos que admitir que ambos grupos son realmente géneros diferentes. Sin embargo aún existen muchas lagunas que rellenar en el puzzle de los CRSSD, al menos del Carbonífero inferior. Las relaciones propuestas demuestran que efectivamente las diferencias entre ambos grupos es clara y concreta. Sin embargo no llegan a

demostrar que dichas diferencias sean de rango genérico.

Además hemos de aspirar a que las conclusiones y explicaciones dadas para los diferentes grupos descritos sean lo más coherentes posible respecto a una modelización aceptable de su esqueletogénesis.

Dicha coherencia no podrá ser del todo conseguida, hasta que no tengamos una mayor visión de conjunto, comentario que ya es tópico en las descripciones de esta Tesis Doctoral.

Dentro de este orden de cosas la clasificación propuesta intenta expresar tanto las diferencias entre las especies definidas, como sus antecedentes bibliográficos, de modo que queden situadas en una discusión conocida.

Capítulo VI-G

Grupo de formas cercanas al género *Duplophyllum*.

***G-1) Introducción general.-**

En este apartado estudiaremos un conjunto de formas comunes en nuestros afloramientos del Viseense superior, pero no descritas aún en otras regiones. Tales formas son convergentes con géneros que se suponen restringidos al Carbonífero superior y Pérmico, como pueden ser *Duplophyllum* KOKER, 1924 y *Allotropiochisma* FEDOROWSKI, 1982. La continuidad en la variabilidad observada, impide la separación en más de una especie, aunque los términos de la misma dan tipologías, principalmente microestructurales, bastante diferentes.

***G-2) *Duplostella* gen. nov.**

- Especie tipo*: *Duplostella fedorowskii* sp. nov. El género es monotípico y su definición de momento está basada en las características de la especie que presentamos más abajo.
- Derivatio nomini*: el nombre genérico hace referencia por un lado ("Duplo-") a las semejanzas con el género *Duplophyllum* y por otro lado ("-stella") al afloramiento en donde su aparición ha sido hasta el momento más abundante, la Sierra de la Estrella.
- Diagnosis*: "Corales solitarios sin disepimentos. Zona cardinal con tendencia a desarrollarse en el lado convexo. Disposición septal radial, sin fósulas alares, con posibilidad de asimetrías y giros. En la zona axial puede verificarse una apertura más o menos regular y amplia o bien desarrollarse como una zona axial masiva. Septo cardinal conspicuo y de retirada tardía. Septo antípoda indistinto. Septos menores contratingentes y largos. El tabulario, cuando está presente, es biforme y deprimido hacia la zona externa. Microestructura septal de carácter tripartito, que hacia el cáliz desarrolla una alta diferenciación meso-estereoplasma".

***G-2-1) *Duplostella fedorowskii* sp. nov.**

- Derivatio nomini*: por J. Fedorowski, especialista en corales Rugosos con gran protagonismo en la discusión de las formas relacionadas con *Duplophyllum*.
- Diagnosis*: "*Duplostella* de tamaño medio (no más de 30 mm de longitud por 13mm de diámetro), forma externa ligeramente trocoide, curvatura suave y cáliz poco profundo. El aparato septal es radial asimétrico, con desarrollo de giro axial y densidad septal media (27 SM a los 10 mm). El septo cardinal no se retira hasta el cáliz y la fósula cardinal, alargada y somera, está poco desarrollada; el septo antípoda nunca es más corto que los KL. Los septos menores contratingentes alcanzan aproximadamente la mitad de la longitud de los mayores. La muralla es una epiteca fina de caracter lamelar simple que nunca alcanza gran desarrollo. La microestructura en la base del cáliz posee una alta diferenciación meso-estereoplasma.
- Holotipo*: Ejemplar SSE/18-11. El resto de ejemplares de SSE/18 son considerados paratipos. La localidad tipo es La Sierra de La Estrella, Viseense superior.

***G-2-1-1) *Material.* -**

25 ejemplares con estado de conservación variable, de los cuales 9 están incluídos en la roca.

En la Cuenca de los Santos solo se han registrado tres ejemplares. Estos son, en la unidad 3: SC/3-10; en la unidad 6: LP2/10-9, **LP2/10-41**.

En la sierra de la Estrella la especie es mucho más abundante. Su distribución es como sigue: SSE/10-16, 18, 19, 50 y 51; SSE/12-5; SSE/14-1 y 2; SSE/15-10; SSE/18-11, 17, 29, 47, 74, 96, 101, 105 y 114 a, **114b** y 114c; SSE/24-6 y 7.

***G-2-1-2) *Forma externa* (fig. 80).-**

La forma externa más corriente es trocoide ligeramente curvada, con un cáliz más oblicuo cuanto más curvo es el coral y siempre con una profundidad moderada (no más de 1/3 de la longitud total).

A pesar de esto existen al menos dos casos de desarrollo más o menos cilíndrico, como son los ejemplares SSE/15-10 y SSE/12-5 .

Así las longitudes medidas, que rondan los 25-30 mm, corresponden a formas relativamente cortas respecto al diámetro máximo alcanzado (entre 10 y 14 mm).

La muralla externa es fina y lisa, sin que se hayan observado procesos de adaptación al sustrato, aunque en un ejemplar sí se observaron fenómenos patológicos de rejuvenecimiento en la región apical (SSE/10-18, fig. 77-6a ó lam. XIX-7).

***G-2-1-3) *Morfología interna.* -**

El desarrollo septal observado dentro de los ejemplares que hemos incluído en esta especie, presenta desde el ápice una evolución radial y compacta, que hacia el cáliz suele sufrir asimetrías más o menos marcadas y tendencia al antipinnamiento.

***2-1-3-1) *Secciones juveniles.* -**

Los cortes apicales por debajo de 2 mm del ejemplar SSE/18-114", están excesivamente alteradas y la calidad de la observación es baja. Aún así se puede decir que en dichos cortes la disposición no parece ser pinnada sino que desde un principio ya se desarrolla radialmente (fig 79-9).

En este mismo ejemplar una sección a 3mm (fig. 79-11) muestra ya con mayor nitidez, una disposición antipinnada, con el predominio del septo antípoda y la ausencia total de fósulas. Entre este corte y el siguiente, con 4,7 mm de diámetro, comienza la inserción de los primeros septos menores (fig. 79-12).

Secciones de estas dimensiones han sido obtenidas en 8 ejemplares distintos (ver tabla de datos) y en ninguno de ellos (por ejemplo, SSE/10-16 con 3,7 mm o SSE/18-11 con 4,5 mm, fig. 77-10a) observamos desarrollo pinnado ni LMN unidas en el eje, sino más bien, secciones radiales o ligeramente antipinnadas con finales septales no fusionados. La inserción de los septos menores, al igual que sucedía en el ejemplar SSE/18-114", comienza también entre los 3,5 y 4,5 mm.

La única excepción en cuanto a la geometría juvenil de la disposición septal, la constituye la sección inferior de SSE/18-71 (fig. 79-5b). Este ejemplar es de tamaño claramente menor al del resto de los ejemplares (aunque está inmerso en la roca, su diámetro máximo no supera los 7,5 mm) y además desarrolla el lado cardinal en la zona cóncava. De este modo su geometría, aunque no llega a ser pinnada, es claramente menos radial que en el resto de los ejemplares.

**2-1-3-2) Aparato septal.-*

El lado cardinal tiende a desarrollarse en el lado convexo, como reflejo externo de la geometría radial-antipinnada en desarrollo, con su consecuente ausencia de fósulas. Sin embargo al menos 5 ejemplares muestran su región cardinal lateralizada. Esta circunstancia parece relacionarse con una forma externa menos curvada, como por ejemplo sucede con SSE/12-5 (fig. 80 y fig. 79-7). En este caso la disposición en el cáliz llega a ser ligeramente alotropiofiloide (similar a la antipinnada pero con la curvatura septal invertida, convexa hacia el cardinal).

El desarrollo antipinnado queda enmascarado por las asimetrías a las que hacíamos referencia. De hecho en los ejemplares algo más simétricos, como SSE/14-1 y 2 (fig. 79-6 y lám. XIX-8) o en aquellos otros que atenúan su asimetría hacia el cáliz, como SSE/18-11, el antipinnamiento da lugar a que el lóculus cardinal sea algo más visible y abierto, aunque cerrado axialmente por el comienzo del hueco axial incipiente, una vez se ha retirado parte del sector K (ver SSE/18-11, lám. XIX-1b y sección seriada en fig. 77-10).

Sin embargo lo más corriente es, como decíamos, que la disposición septal se desarrolle con un cierto giro, en uno u otro sentido, a medida que avanza la ontogenia. Este giro es producto de un crecimiento asimétrico y diacrónico de los distintos cuadrantes septales y aparece con diferente grado de desarrollo en la mayoría de los ejemplares.

Este desarrollo es completamente variable, como se deduce del hecho de que puede marcarse más hacia el cáliz (por ejemplo SSE/10-16), disminuir hacia el cáliz (por ejemplo SSE/15-10, fig. 78-8, SSE/18-11, fig. 77-10) o no llegar a desarrollarse (SSE/14-1, lám. XIX-8). Otro argumento que apoya esta interpretación es la variación en la dirección predominante del giro en la estructura, que puede ser tanto hacia la izquierda (9 casos) como hacia la derecha (7 casos).

Las longitudes septales no sufren, a pesar del desarrollo asimétrico, ninguna diferenciación y de hecho es complicado distinguir los septos alares e incluso el antípoda cuando la fórmula septal y la longitud de los menores se ha estabilizado.

El septo cardinal es persistente hasta la misma base del cáliz. En los casos más corrientes, cuando el antipinnamiento está bien desarrollado, la retirada es posterior al adelgazamiento antípoda (fig. 77-10f). En cortes juveniles el cardinal puede ser más conspicuo incluso que el septo K (ver sección juvenil de SSE/18-114c). Hacia el cáliz sin embargo se afina, ocupando una fósula que, debido a la asimetría, pierde relevancia, alargándose o desdibujándose, con un aspecto general que recuerda el aspecto de la fósula en algunas especies de *Rotiphyllum*.

La densidad septal es media y muestra una variabilidad comparable a la de otros grupos descritos. Así a los 9 mm de diámetro, una medida común a la mayoría de los ejemplares, el número septal varía entre 24 y 29 septos mayores, con una media a los 26 SM (ver tabla de variabilidad).

Figura 77.- Morfología interna de *Duplostella fedorowskii*.-

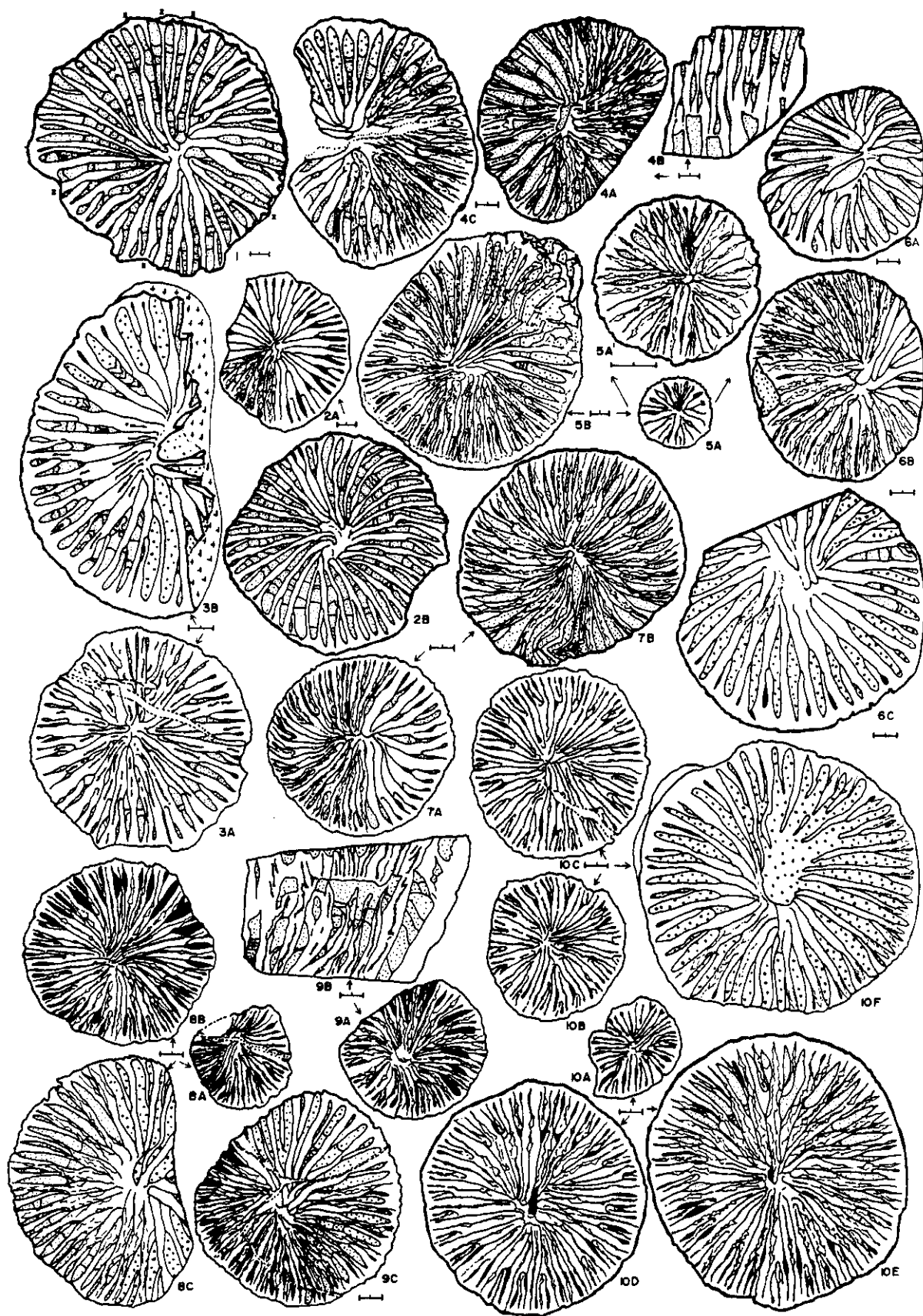
1.- SC/3-5, este ejemplar ha sido descrito en relación con *Soschkinophyllum?* sp., junto al ejemplar SC/3-1 (fig. 67-1), aunque también guarda parecido con SC/3-5, forma típica de *Duplostella*, razón por la que lo hemos incluido en esta figura, a modo comparativo.

2a-b.- SC/3-10. 3a-b.- LP2/10-9. 4a-c.- SSE/18-46. 5a-b.- SSE/18-114".

6a-c.- SSE/10-18. 7a-b.- SSE/18-17. 8a-c.- SSE/10-19.

9a-c.- SSE/18-29. 10a-f.- SSE/18-11 (holotipo).

Las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.



La forma septal se afina hacia el eje en donde los bordes pierden definición fusionándose y formando una zona axial masiva (este término equivale al término clásico "estereocolumnilla" que preferimos no utilizar por las razones que expondremos en la introducción del grupo de *Rotiphyllum*).

El grosor septal en las cercanías del cáliz es de medio a bajo, aunque inmediatamente por debajo de esta región la estructura es totalmente compacta.

*2-1-3-3) *Región axial*.-

La región axial del 4º corte de SSE/18-114c, a 5,5 mm de diámetro (fig. 79-8 y lám. XX-6), muestra la formación de una zona axial compacta pero libre de finales septales. Cuando el ejemplar se abre en la base del cáliz, la apertura axial marca un hueco cerrado en su lado cardinal y abierto en su región antípoda (apertura anticardinal). Este semicírculo axial sólo se observa en la misma base calicular (ver SSE/18-11, lám XIX-1b) y recuerda a la estructura observada en el cáliz de algunos ejemplares de *Saleelasma alta* o de *Rotiphyllum trochophylloides* (ver más adelante).

Esta apertura axial es el máximo grado observado en la mayoría de los ejemplares, que en general se mantienen completamente cerrados hasta el cáliz. Sin embargo SSE/15-10 (lám. XIX-9) y SSE/12-5 (lám. XIX-12), ambas formas más cilíndricas y abiertas (mayor desarrollo del tabulario), tienen una evolución axial diferente.

SSE/15-10 es un ejemplar de tamaño medio (10,5 mm de diámetro máximo, por 25 SM) que a partir de los 8 mm sufre un adelgazamiento marcado de sus estructuras y una notable apertura axial. Dicha zona queda ocupada por tábulas predominantemente horizontales o cóncavas con un leve carácter amplexoide. Esta región axial libre de septos, llega a ser amplia pero no tiene un desarrollo regular (fig. 78-8).

En SSE/12-5 la zona axial también queda libre de septos aunque su desarrollo es menor. Las dos secciones disponibles de este ejemplar, una a 9 mm y otra a 14 mm, son similares en cuanto a la disposición septal alotropiofiloide que comentábamos más arriba y en ambos casos la región libre de septos es escasa y semicircular, parcialmente invadida por los septos de los cuadrantes cardinales (fig. 78-7).

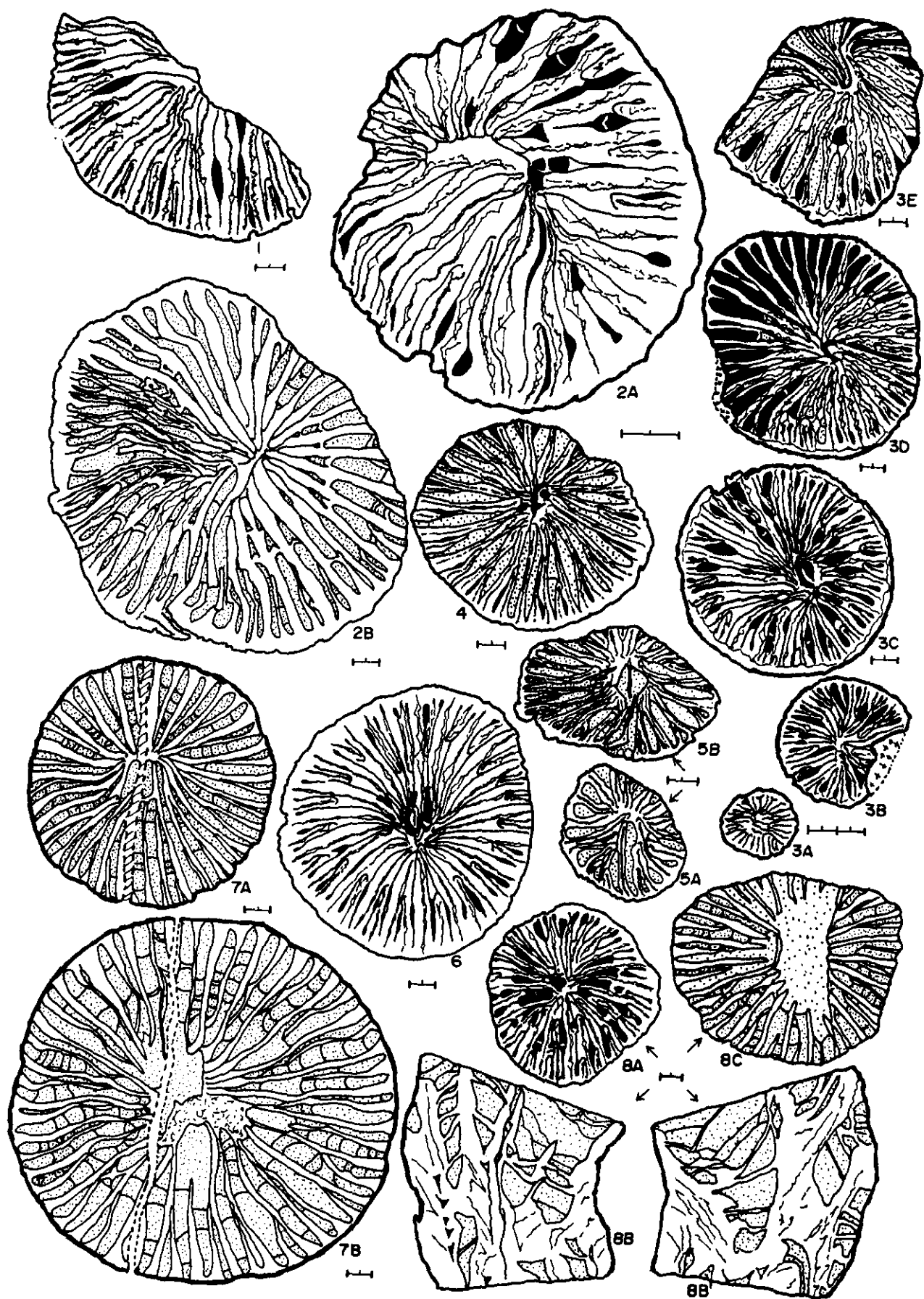
*2-1-3-4) *Septos menores y tábulas*.-

Los septos menores, como decíamos arriba, comienzan su inserción entre los 3,5 y 4,5 mm de diámetro y rápidamente igualan su ritmo de aparición con la de los mayores. A los 6 mm suelen haber alcanzado ya una longitud más o menos regular que se corresponde con la mitad de la del mayor adyacente. Esta medida varía, aunque siempre ronda el intervalo de 1/3- 3/5 del SM cercano.

El tabulario se desarrolla bien en aquellos ejemplares con estructuras más adelgazadas (los ya citados SSE/15-10 y SSE/12-5).

Figura 78.- Morfología interna de *Duplostella fedorowskii*.-

- | | |
|---|--|
| 1.- SSE/18-96. Sección transversal. | 2a-b.- LP2/10-41. Secciones transversales. |
| 3a-e.- SSE/18-105. Secciones seriadas. | 4.-SSE/10-50.Sección transversal |
| 5a-b.- SSE/18-71.Secciones transversales. | 6.- SSE/14-1.Sección transversal. |
| 7a-b.- SSE/12-5.Secciones transversales. | 8a-c.- SSE/15-10.Secciones seriadas. |
- Las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.



En un extremo de la variación tenemos a SSE/14-1 (lám XIX-8), con septos muy gruesos. En el otro extremo, el ejemplar ya comentado SSE/15-10, con la zona axial libre de septos. Ambos ejemplares de diámetro similar muestran desarrollos claramente diferentes: en SSE/14-1 los septos menores son más cortos y no aparecen tábulas, donde en SSE/15-10, las tábulas son numerosas y los menores muy largos, con el consiguiente desarrollo biforme del tabulario periférico. En algún caso dichas tábulas pueden presentar secciones apuntadas similares a las descritas para *Sochkineophyllum? rodriguezi* (por ejemplo LP2/10-9, lám. XX-5).

Un desarrollo peculiar de las tábulas es el que observamos en el corte más maduro de SSE/12-5 (fig. 78-7b). Dichas tábulas, insertadas en el extremo axial de los septos menores, dan la sensación de ser una extensión de los mismos, lo que provoca una mayor longitud aparente además de un trazado irregular y sinuoso. Dado el gran desarrollo en tamaño alcanzado por este ejemplar y su marcado adelgazamiento de las estructuras, este aspecto peculiar de las tábulas y los septos menores, podría ser interpretado como un fenómeno de gerontismo.

*G-2-1-4) **Microestructura** (ver fig. 80, cuadro de variabilidad de tipos microestructurales).-

Los ejemplares de pequeño tamaño y escaso desarrollo morfológico (septos menores escasamente desarrollados, ausencia de tábulas, número septal bajo) son los únicos que no muestran en el cáliz una apertura clara de sus LMN. Interpretamos dichos ejemplares como formas juveniles (tal es el caso de SSE/18-114c, SSE/18-71, SSE/10-50, SSE/10-53 y algo menos SSE/18-101) por su semejanza con las secciones juveniles de parte de los ejemplares de SSE, de carácter fibronormal, como son SSE/18-105 o SSE/18-114" (ver tabla de la fig. 80).

El resto de los ejemplares, suelen tener mayor tamaño y número septal, así como gran desarrollo de mesoplasmas aserrados al menos en la base calicular. Sin embargo existen bastantes variaciones en el momento, forma y composición de las regiones microestructurales observables en el aparato septal. Los ejemplares seleccionados para realizar el estudio microestructural, guardan entre ellos el mayor número de diferencias posible. Estos ejemplares son LP2/10-41 (fig. 79-7 y lám. XX-4) y SSE/18-114" (fig. 79-1 a 5 y lám. XX-1 a 3).

*LP2/10-41 es un ejemplar que alcanza un tamaño considerable (fig. 77-3). A pesar de su tamaño y su elevado número septal (hasta 33 SM a los 14 mm), el esquema tripartito de la microestructura septal es aún claramente diferenciable. El ejemplar conserva amplias regiones con LMN, principalmente las bases y los extremos septales.

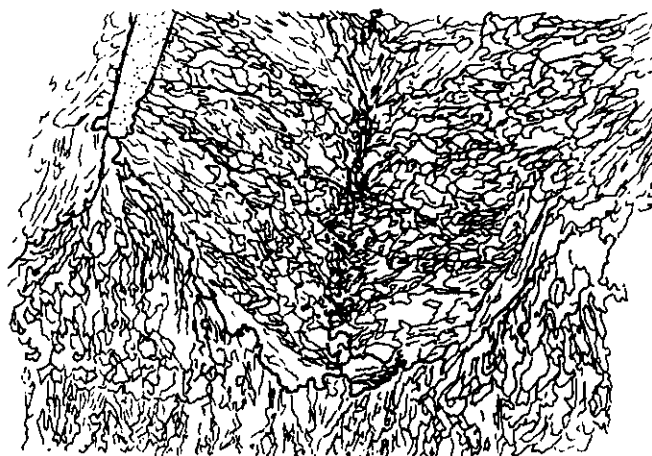
Figura 79.- Microestructura en *Duplostella fedorowskii*.-

- 1.- SSE/18-114". Ejemplar fibroso con aperturas mesoplásmicas aserradas (ver lám. XX-1).
- 2.- Mismo ejemplar, base septal y muralla de carácter fibroso ligeramente tridente (lám. XX-2).
- 3-4.- Mismo ejemplar, con tomas generales de regiones más cerradas (3) o más abiertas (4).
- 5.- Mismo ejemplar, zona septal fibronormal cerrada (lám. XX-3).
- 6.- LP2/10-9, esquema general de un ejemplar lamelar con LMN escasamente abiertas. Obsérvese la inversión del diedro lamelar en la zona axial de los septos (ver también lám. XX-5).
- 7.- LP2/10-42, ejemplar lamelar, con esquema tripartito y aperturas mesoplásmicas amplias (ver lám. XX-4).
- 8.- SSE/18-114". Detalle microestructural de la zona axial de la sección de la fig. 12. Obsérvese la organización casi totalmente fibronormal.
- 9, 11, 12 y 10.- Secciones sucesivas con la ontogenia del ejemplar anterior.
- Salvo que se indique lo contrario, las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.



1

50 μ m



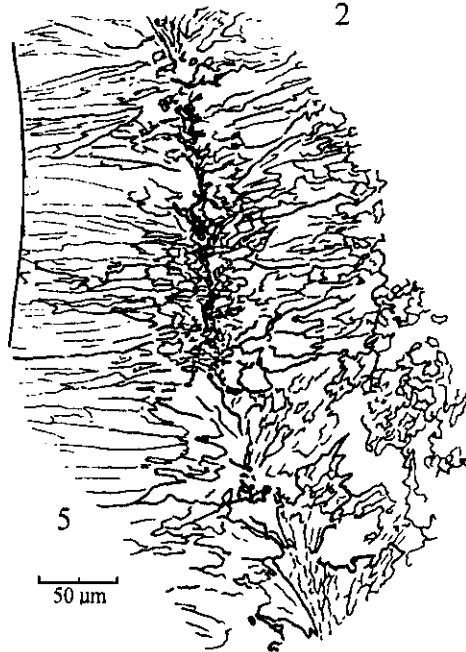
2



3



4

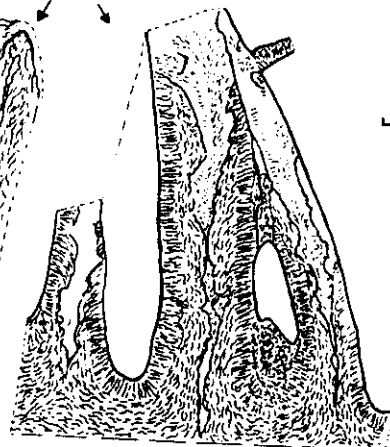


5

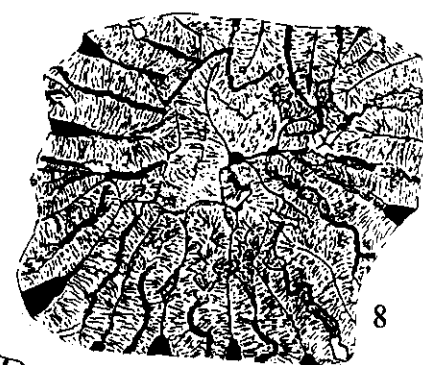
50 μ m



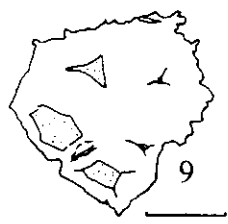
6



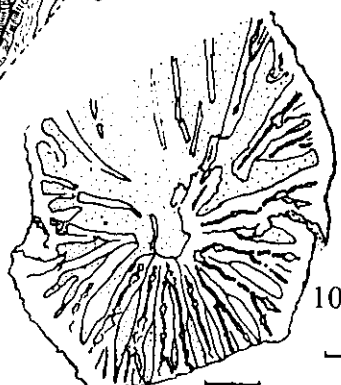
7



8



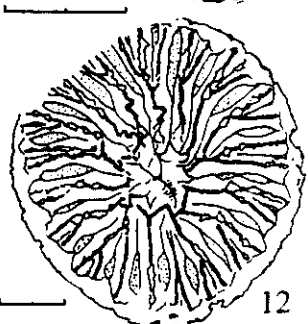
9



10



11



12

En las bases septales asociada a la LMN se desarrolla una región lamelar en diedro normal (abierto hacia el cáliz y hacia el eje), que persiste aún cuando dicha LMN se va abriendo progresivamente, recubriendo el relieve creado por los nuevos rombos mesoplásmicos. Los microelementos lamelares dan paso a la capa externa fibronormal, que en 10-41 está poco desarrollada. Allí donde los elementos lamelares se disponen sobre una LMC es más común el desarrollo de tridentes intermedios, sin embargo cuando el diedro se desarrolla desde una LMN el paso de una capa a otra es más neto.

Las LMC consisten en amplios rombos de naturaleza fibrolamelar. En el eje pueden aparecer fascículos de eje de dirección predominantemente oblicua. Lateralmente los fascículos dan paso a lamelas de contorno suave similares a las descritas en los mesoplasmas de los géneros *Cania* o *Maimonella* o las formas más derivadas de *Soschkineophyllum? rodriguezi* y que dan lugar a los mayores grosores de las LMC.

Las regiones septales más susceptibles de sufrir una apertura mesoplásmica son precisamente aquellas en las que alrededor de la LMN previa se desarrolla directamente un diedro normal, tal y como sucede en las bases septales. Esta tendencia se remarca aún más hacia el eje de modo que a partir de la mitad, los rombos se hacen muy amplios y no hay lugar para el desarrollo del citado diedro, contactando directamente con la capa fibrosa externa.

Hacia el eje, en la zona axial de los septos, se produce un cambio significativo en la organización, de modo que vuelven a ser predominantes las LMN. Sin embargo sobre dichas zonas septales no vuelve a desarrollarse diedro normal, como sucedía en la base y en su lugar aparece la capa fibrosa creciendo directamente desde la LMN. Esta capa fibrosa es continuación de la anterior, aunque los microelementos fibrosos son ya de menor anchura pues surgen directamente de elementos granulares de la LMN.

En esta zona septal, que llega hasta el mismo eje, las aperturas son siempre de mucho menor radio y más redondeadas. Por otro lado, la capa fibrosa es corta, dando paso a otra nueva capa externa de microelementos lamelares de nuevo organizados en diedro normal, aunque más irregular. Este nuevo diedro, esta vez situado en la parte externa, se arquea hasta formar el contacto con el septo contiguo, que muchas veces se verifica mediante un sello interseptal lamelar (principalmente en las regiones más compactas). Las bases tabulares se desgajan de este estereoplasma y crecen excéntricamente hacia la muralla (ver fig. 79-6).

Esta región lamelar forma también toda la zona axial masiva, de convergencia entre los finales septales. Este desarrollo lamelar sin embargo tiene un sentido de crecimiento centrípeto, es decir hacia el eje, de modo que se marca una inversión respecto a la zona del intersepto. Los microelementos lamelares en la zona axial son de menor tamaño y con una organización difícil de discernir, debido principalmente a los numerosos entrantes y salientes de la región. A ello también ayudan los cambios de dirección, que son frecuentes, de modo que muchos de los microelementos son cortados tangencialmente, tal y como indica la distribución de las extinciones. En estas zonas del coral también aparecen, aunque más esporádicamente, finas líneas fibronormales que cruzan el tejido, más abundantes cuando por fin se verifica la apertura axial en la base del cáliz (lám. XX-7b).

Los septos menores en LP2/10-41 se insertan ya con las láminas medias abiertas y su desarrollo es similar al de la zona media del metasepto adyacente con el que suelen estar fusionados.

La muralla externa es fina y de naturaleza lamelar, formada por microelementos ondulados que dan paso también a la capa fibrosa, continuación de la formada en la cara septal. La organización del tejido es baja y como mucho observamos ondulaciones muy laxas que no producen un mayor grado de ordenación. El contacto con las bases septales es neto o suturado,

aunque en determinadas regiones en las que el diedro ha desaparecido o no ha llegado a formarse (por ejemplo en los Sm) el contacto es más gradual.

*SSE/18-114" es microestructuralmente diferente a LP2/10-41. Sin embargo su parecido morfológico es notable. Así este ejemplar también alcanza un buen diámetro y número septal, 13 mm por 33 septos mayores, el desarrollo de tábulas es moderado y la geometría y distribución septales son similares.

La diferencia esencial entre la microestructura de ambos ejemplares radica en el escaso o nulo desarrollo de los diedros normales relacionados con la LMN. En ninguna de las secciones realizadas se observa esta fase y la única microestructura lamelar que aparece, se circunscribe a zonas muy estrechas de los contactos interseptales y a pequeños elementos lamelares de tipo transicional que forman parte de los fascículos diferenciados en la muralla externa.

A pesar de todo la organización no es fibronormal en sentido estricto, ya que se verifican progresivas aperturas en la lámina media, con una distribución similar a la descrita arriba. Dicha apertura llega a ser completa en el cáliz.

Las LU muestran un aspecto radicalmente distinto de los microelementos observables en las LMC. Dichos microelementos son claramente fibrosos en contraste con los elementos gránulo-fibrosos (lám. XX-1) y gránulo-lamelares observados en LP2/10-41. El perfil de las LMC es aserrado en lugar de romboidal y con una continuidad menor. Lateralmente no llegan a formarse lamelas de contorno suave y los contactos netos con el estereoplasma muestran discontinuidades muy marcadas (lám. XX-1 y fig. 79-1).

El tejido en el estereoplasma es totalmente fibronormal. En algunas regiones del septo, allí donde la línea aserrada de la LMC es más constante, las fibras se reúnen en paquetes, dentro de los cuales los límites cristalinos son difusos y su extinción, ondulante, con escasa variación. En las regiones en la que las fibras parten directamente de la LMN, la distribución de las extinciones es más irregular además de ser más abundantes (nunca demasiado) las apariciones de elementos intermedios o tridentes (fig. 79-2 y 5 y lám XX-2 y 3).

En las zonas de mayor tamaño y desarrollo de las LMC, los ángulos de la sierra se abren tanto que los elementos distales del fascículo pasan de modo continuo a las fibras de estereoplasma (fig. 79-4).

Ambas situaciones pueden corresponder a cortes diferentes en fascículos de eje similares, de modo que la apariencia más neta en el contacto se debería al contraste entre un fascículo de eje en su comienzo y un paquete fibroso creciendo desde un fascículo anterior. Situación claramente discordante que contrasta con el otro aspecto, en el que, sobre el final de un fascículo comenzaría a crecer un paquete estereoplásmico en casi continuidad con el mismo, tanto en la morfología de los cristales como en su extinción.

La morfología de los microelementos fibrosos es bastante lisa en comparación con muchas otras tipologías fibrosas de mesoplasma que son claramente interpenetradas.

La microestructura de la muralla está separada de la microestructura septal mediante contactos muy netos, sin embargo la organización es similar pero con elementos tridentes más abundantes. En sección longitudinal se observa que existe una organización incipiente en fascículos. Las regiones axiales en las que los septos entran en contacto están formadas por elementos irregulares, que no llegan a ser fibras pero tampoco lamelas.

*G-2-1-5) **Variabilidad** (cuadro de la fig. 80).-

Basándonos en los dos ejemplares que acabamos de describir, podríamos subdividir el grupo en varios más pequeños, reunidos por afinidad, entre los dos extremos que hipotéticamente representan los citados ejemplares.

Grupos de variabilidad microestructural en *Duplostella fedorowskii*

Tripartito con aperturas medias			Intermedio entre tripartito y fibronormal			Fibronormal cerrado		
Sigla	Diám	Nº sep	Sigla	Diám	Nº sep	Sigla	Diám	Nº sep.
LP2/10-9	14,7	32	SSE/18-11	12,5	28	SSE/10-53	9	25
LP2/10-45	14,5	30	SSE/10-18	11,5	31	SSE/10-50	8,5	32
SSE/10-16	13	27	SSE/10-19	10,5	27	SSE/18-101	9,5	25
SSE/18-17	10	29	SSE/18-47	10,6	29	SSE/18-71	7,2	24
SSE/14-1	10,5	22	SSE/18-105	10,5	26	SSE/18-114"	7,5	25
SSE/14-2	8,5	24	SSE/18-96	10,5	25			
SSE/18-29	9,5	27	SSE/24-6	?	?	Fibronormal con aperturas aserradas		
			SSE/24-7	?	?	Sigla	Diám	Nº sep.
Tripartito con aperturas generalizadas						SSE/18-114'	10,5	28?
Sigla	Diám	Nº sep.				SSE/18-114"	12,5	33
SC/3-10	11	32						
SSE/15-10	10,5	25						
SSE/12-5	14	28						

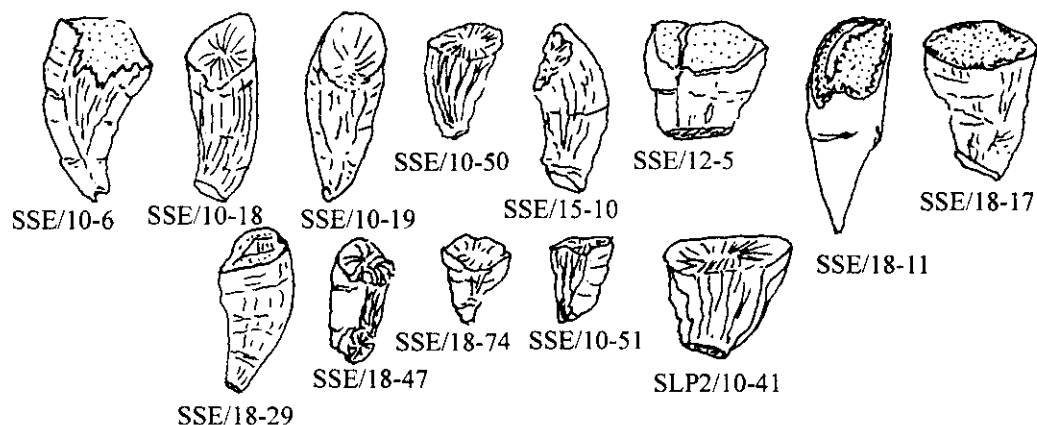


Figura 80: Dimensiones, variabilidad y formas externas en *Duplostella fedorowskii*.

Así, al menos siete ejemplares son similares o muy cercanos a LP2/10-41 (LP2/10-41, LP2/10-9, SSE/10-16, SSE/18-17, SSE/14-2, SSE/18-29 y algo menos SSE/14-1). En todos ellos aparece el esquema de bases septales con diedro normal, que pasan hacia el eje a septos fibronormales con recubrimiento en diedro. El recorrido de las regiones lamelares, así como de las LMC, sin embargo son variables incluso de un corte a otro.

Existen tres ejemplares que a pesar de poseer el esquema de LP2/10-41, lo pierden tempranamente (a los 8 mm ya ha desaparecido) para dar paso a LMC totalmente abiertas y a la casi total desaparición de la fase estereoplásmica. Estos ejemplares son las dos formas cilíndricas y menos densas de la Sierra de la Estrella y SC/3-10 (fig. 77-2 y lám XIX-3), ejemplar de Sierra Cabrera, con un desarrollo del giro axial bastante llamativo (se observa que, una vez más, la apertura mesoplásmica máxima en un grupo, vuelve a coincidir con formas de desarrollo cilíndrico).

Estos tres ejemplares tienen desarrollos septales diferentes y variables y caracteres que no son homogéneos (densidad septal, hueco axial, disposición, etc...).

En el otro extremo de la variabilidad, tendríamos el grupo de SSE/18-114". Como decíamos al principio de la descripción microestructural, existen unos 5 ejemplares que por su tamaño y características, podrían ser tomados como ejemplares juveniles, ya que son similares a cortes juveniles de otros ejemplares. así sucede por ejemplo, con SSE/10-50 y 53, tan cercanos a la sección a 8mm de SSE/18-105. Algo similar puede suponerse para SSE/18-114" (18-114' es idéntico a 114"), 18-101 y 18-71. En todos estos casos la microestructura es claramente fibronormal, como se observa en las secciones juveniles de 18-114" o en 18-105 (lám. XX-7a), las aperturas de las láminas medias, sólo alcanzan un estadio incipiente.

Por último distinguiríamos un cuarto subgrupo, claramente heterogéneo, formado por desarrollos microestructurales intermedios. Así por ejemplo SSE/18-11, 10-19, 24-6 y 24-7, ejemplares con estructuras muy gruesas y predominio de las LMN hasta casi la base calicular, en los que los diedros son escasos aunque presentes. En estos ejemplares finalmente se produce una apertura completa de las láminas medias y también hay desarrollo lamelar en la región del eje. SSE/10-18 se abre sin embargo bastante antes, aunque con anterioridad llega a desarrollar perfectamente los diedros en las bases septales.

SSE/18-96, es similar a 18-11, sólo que con un desarrollo incompleto de la microestructura (no llega a verificarse la apertura) y por tanto también podría ser considerado una forma juvenil.

Los ejemplares SSE/18-47 y 18-105, ambos muy parecidos, son formas menos masivas que el resto de los ejemplares intermedios. Sus fases juveniles son propias del grupo de SSE/18-114", aunque sus cortes caliculares son finalmente compatibles con la estructura de LP2/10-41.

En nuestra opinión, los tres ejemplares con septos completamente abiertos son variedades ambientales del esquema básico de LP2/10-41. Los ejemplares intermedios SSE/18-47 y 18-105, quizás tras un estudio microestructural más exhaustivo, podrían ser considerados cercanos o incluibles en el grupo de SSE/18-114".

El resto de formas intermedias sin embargo no pueden ser incluidas claramente en ninguno de los dos grupos. De hecho ejemplares como SSE/14-1 con desarrollo típico de los diedros en los cuadrantes cardinales, es sin embargo más cercano a la tipología fibronormal en los cuadrantes antípodos.

A las citadas formas intermedias se une el hecho de la falta de correlación con otros datos morfológicos (diferencias en la densidad septal u otros rasgos similares) que apoyen la división y faciliten la definición de dos especies diferentes así como el hecho de que la aparición de unas formas y otras no se relaciona con ningún nivel o localidad en particular (desde luego en Los

Santos no aparecen formas fibrosas, pero el número de ejemplares es suficientemente escaso como para que resulte difícil calibrar esta ausencia).

La conclusión en este caso es la que ya adelanta la propia clasificación, esto es, una única especie que engloba toda la variabilidad observada. Estamos pues ante un caso similar al expuesto en *Saleelasma alta*. El estudio de una mayor cantidad de ejemplares en el futuro podría dar una división más tajante entre ambas tipologías, al igual que hemos propuesto en el caso de *Cyathaxonia rushiana* (con dos variedades diferentes) o en el caso de *Rylstonia benecompecta* (también con dos variedades) ya que en ambos casos la aparición de formas lamelares y fibrosas no mostraba el mismo grado de coexistencia en los mismos niveles estratigráficos que en *Duplostella fedorowskii*.

***G-3) Discusión general.**

El único género descrito en el Carbonífero inferior que podría guardar alguna relación más o menos lejana con *Duplostella* corresponde a la forma Americana *Hapsiphyllum* SIMPSON, 1900. Dicha relación sería del mismo rango que la existente entre *Duplophyllum* y *Hapsiphyllum*.

De hecho la relación más evidente corresponde a la que se podría establecer con el nuevo concepto dado a *Duplophyllum* por FEDOROWSKI (1986, pg. 209). Respecto a la nueva diagnosis de este autor, la principal diferencia se refiere al desarrollo de la zona axial, cerrada hasta la base del cáliz en *Duplostella*, e irregularmente abierta en *Duplophyllum*.

El estudio de nuestro material demuestra que el desarrollo de la zona axial registra una tendencia a la apertura, que si bien es minoritaria en el conjunto parece indicar que este carácter (al menos en nuestro material) responde a una variabilidad meramente intraespecífica.

Estas observaciones nos obligan a realizar un comentario más profundo respecto a *Duplophyllum* que pueda justificar su no utilización para el conjunto que aquí se estudia.

FEDOROWSKI (1986, p.210), al redefinir el género *Duplophyllum*, lo restringe a dos únicos ejemplares.

-El primero de ellos corresponde al figurado por KOKER (1924, lam 8 fig. 2a), y posteriormente elegido como lectotipo por SCHOPPÉ & STACUL (1959).

-El segundo sería el único ejemplar de la especie *Baritychisma permicum* definida por SCHOUPE & STACUL (1959) (ver FEDOROWSKI, 1986, p.213).

Con esta propuesta, FEDOROWSKI diferencia ambos ejemplares de los géneros *Paraduplophyllum* WHU & ZHOU (1982), en el que FEDOROWSKI incluye el segundo ejemplar de los tres originales de KOKER (1924, lam. fig.2) y *Duplocarinia* FEDOROWSKI (1986, pg. 199), en el que dicho autor incluye el nuevo material de Timor que sirvió a SCHOUPE & STACUL para su reestudio de *Duplophyllum*.

Esta reorganización provoca que ambos ejemplares sean posteriormente asociados al subgénero Pérmico *Allotropiochisma* (*Allotropiochisma*) (ver FEDOROWSKI, 1987, pgs. 10-14), definido por su tendencia a desarrollar una zona axial libre, así como tabulario biforme y septos menores contratingentes. Dicho subgénero, incluido en Hapsiphyllidae, representa la parte del género más cercana a la especie tipo, *A. longiseptata* FLÜGEL, 1973, así como la mayor expresión de las citadas tendencias.

De este modo se vuelve a relacionar los citados ejemplares de *Duplophyllum* con la familia Hapsiphyllidae, en contra de lo que este mismo autor afirmaba respecto a dicha relación

en 1986, pg 210, párrafo cuarto¹.

Ahora bien, las especies del citado subgénero que FEDOROWSKI (1987) relaciona con *Duplophyllum* KOKER, 1924, son *D. (D.) bejerkemani* FEDOROWSKI, 1982 y *D. ? (D.) uddenitense* FEDOROWSKI, 1987. Ambas están definidas basándose en material fragmentario y escaso. Además vemos que la segunda de ellas ha sido incluida en el género con interrogaciones. Suponemos que tras toda esta indefinición se esconde, por un lado, la intención de diferenciar un grupo genérico aparte (basado en su redefinición de *Duplophyllum*, en 1986, pg. 210), y por otro, la imposibilidad de hacer esto por la escasez e imperfección del material.

Aún si esta suposición fuera cierta, el nuevo "*Duplophyllum*" seguiría teniendo problemas, por un lado con la diagnóstico propuesta para el género *Allotropiochisma*, y por otro lado con su posición a nivel familiar. ¿Entraría dicho género en la familia Hapsiphyllidae (mediante su relación con *Allotropiochisma*), en Lophotichidae (mediante su relación con *Paraduplophyllum*) ó en Asserculinidae (mediante su relación con *Duplocarinia*)?

Por los comentarios que FEDOROWSKI (1987, pg. 144) realiza sobre el material más antiguo asignado al género *Duplophyllum* (un sólo ejemplar), proveniente del Namuriense superior de la Cordillera Cantábrica (ver DE GROOT, 1963 y RODRÍGUEZ, 1984), parecería que este autor se inclina a pensar (no lo dice explícitamente) que *Duplophyllum* es un género que conectaría Hapsiphyllidae con las otras dos Familias, dando lugar a Lophotichidae y Asserculinidae.

El material de DE GROOT (1963) es muy escaso (un solo ejemplar) y su pertenencia a niveles del Namuriense superior es probablemente un error, proviniendo de niveles cercanos de edad superior (para una discusión de esta cuestión ver RODRÍGUEZ & KULLMAN, en prensa).

Por otro lado el material de RODRÍGUEZ (1984), incluido un ejemplar clasificado por este autor como *Hapsiphyllum*, pero que actualmente ha quedado incluido en *Paraduplophyllum*, pertenece claramente a los géneros *Kabakovitchiella* y *Paraduplophyllum*, ambos de la familia Lophotichidae (RODRÍGUEZ & KULLMAN, en prensa).

Esto nos lleva de lleno a problemas de tipo bioestratigráfico. Así, si las formas de la Cantábrica fueran el grupo que da origen a las citadas Familias, entonces todas las formas similares que aparecieran en niveles más bajos al Morroviense superior (base del Moscoviense

FEDOROWSKI (1986, pg. 210 párrafo 4º) opina que el hecho de que no se haya descrito tabulario biforme en *Hapsiphyllum*, impide que pueda incluirse en Hapsiphyllidae cualquier taxón que desarrolle este carácter, quedando fuera por tanto *Duplophyllum zaphrentoides* y *Barytichisma? permicum*.

En realidad todo lo que podamos decir equivale a reflexionar sobre la contratingencia y sus consecuencias sobre la morfología de la base del cáliz y la construcción de los exoesqueletos. Según observamos en los ejemplares que incluimos en este taxón, todos ellos tienen septos menores contratingentes, aunque sólo algunos desarrollan un buen tabulario. En todos los casos, como sucede en otros muchos grupos, existe una clara relación entre el espesor y la estructuración del estereoplasma y la formación más o menos extensa de tábulas, incompletas o no. Cuando los ejemplares con septos menores contratingentes han desarrollado un buen tabulario, es claro que éste es biforme. Sin embargo el biformismo no aparece (como es lógico) cuando la formación de tábulas está restringida. Podemos resumirlo analizando la siguiente afirmación:

"siempre que se desarrollan septos menores contratingentes, el tabulario, si se hace presente, tendrá una organización biforme".

Esta afirmación implica que siempre que aparezcan septos menores contratingentes y tabulario bien desarrollado, dicho tabulario será biforme. Sin embargo también, que el desarrollo de septos menores y de un tabulario más o menos completo son rasgos independientes.

Mi opinión es que no hay razones para pensar que si en el género *Hapsiphyllum* hubiera formas con un tabulario bien desarrollado, debido a la tendencia a la contratingencia de los menores, dicho tabulario sería biforme. Así la ausencia de este rasgo no es realmente un motivo de peso que argumente la separación a nivel de familia.

en América, que es realmente la edad más antigua registrada para un "lophotíchido"), deberían ser considerados como grupos Homeomorfos, proponiéndose taxones nuevos para definirlos.

De hecho FEDOROWSKI (1987, pg.144) indica que las coincidencias estructurales con los grupos similares del Silúrico-Devónico (género *Petraia*), se deben a dicho tipo de fenómenos y que los taxones definidos en unos y otros niveles corresponden a familias diferentes. Bajo este punto de vista nuestras formas pertenecerían sin lugar a dudas a un género diferente.

Contrariamente al grupo de *Duplophyllum*, las diferencias de *Duplostella* respecto a *Hapsiphyllum* SIMPSON, 1900, son suficientes para diferenciar bien ambos taxones. Según SANDO & BAMBER (1985, pg. 22), *Hapsiphyllum* corresponde a formas con septos menores contratingentes, por lo demás equivalentes al género *Amplexizaphrentis*. Dicha circunstancia desde luego no se observa en nuestro material. Además es la opinión de los citados autores (comunicación personal) que el género es endémico del Carbonífero inferior de Norteamérica, aunque en nuestra opinión *Hapsiphyllum* está mal conocido y sería necesario un reestudio completo de la especie tipo así como de las demás especies asociadas.

Las relaciones con otros taxones analizados en esta tesis afectan principalmente a *Saleelasma alta* y *Soschkieophyllum? rodriguezi* y en menor medida *Rotiphyllum*, lo cual redundará aún más directamente respecto a la indefinición a nivel familiar que ya hemos expuesto respecto a formas descritas en la bibliografía.

Con *Saleelasma* WEYER, 1970, las diferencias son bastante acusadas en cuanto a disposición septal por un lado y desarrollo y tipo de septos menores contratingentes por otro.

Así en *Duplostella*, no se observa desarrollo de la disposición fascicular de *Saleelasma*, y el tipo de evolución hacia la radialidad es claramente diferente (asimetrías y giro axial en *Duplostella*). Además los septos menores aparecen muy tempranamente y tienen una evolución regular y sencilla. Sin embargo el desarrollo de dichos septos en *Saleelasma* es tardío y muy diferente, siempre aparentemente anunciado por elementos carenales heterogéneos (ver discusión de *Saleelasma*).

De este modo las diferencias morfológicas entre *Saleelasma* y *Duplostella* en nuestros afloramientos, serían similares a las descritas por FEDOROWSKI (1986) entre *Duplocarina* y *Duplophyllum*.

Otro grupo con el que *Duplostella* está relacionado, es *Sochkieophyllum?*. De hecho las diferencias entre *Sochkieophyllum?* sp. nov. (con sus dos ejemplares de Sierra Cabrera) y SC/3-10, uno de los ejemplares de mesoplasma más abierto de *D. fedorowskii*, nos parecían en principio graduales y teníamos incluidos los tres ejemplares en el mismo grupo (SC/3-5 sería la forma intermedia y su sección ha sido incluida en la lámina de *Duplostella*, dada nuestra opinión inicial). Las diferencias más claras son similares a las diferencias con *Saleelasma*. Así, *S.? rodriguezi* tiene un desarrollo pinnado (amortiguado e incluso ausente en *S.? sp nov.*) que desarrolla una diferenciación en las longitudes septales de carácter asimétrico hacia el cáliz, en lugar de ser radial como *Duplostella*.

Las semejanzas provienen tanto del tipo de septos menores (menos desarrollados en *Sochkieophyllum? rodriguezi*) como de la apertura aserrada de las láminas medias hacia el cáliz y la distribución principalmente tripartita de la microestructura.

En este sentido, existen también semejanzas entre *Saleelasma* y parte del grupo de *Duplostella* (aquella asociada a LP2/10-41), sobre todo en lo que se refiere en la evolución hacia el cáliz de la zona axial masiva común en ambos casos. En los dos grupos se desarrolla una fase lamelar que llega a recubrir el septo fibronormal en un diedro que acaba conformando el contacto

entre los septos adyacentes en su extensión hacia la región axial masiva.

Por último, *Duplostella fedorowskii* también se relaciona con el amplio grupo de "rotiphyllidos" descritos en esta Tesis. Sus principales semejanzas se refieren a la disposición de tendencia antipinnada-radial, el desarrollo de irregularidades o giros (este carácter está menos desarrollado en *Rotiphyllum*), septos con longitudes más o menos similares y una fósula cardinal alargada y de forma acunada que penetra en la región axial (este último es el parecido más notable).

Sin embargo como principales diferencias tenemos esquemas microestructurales diferentes (en *Rotiphyllum* no se observa el esquema tripartito con aperturas aserradas y murallas complejas) y un desarrollo marcadamente distinto de los septos menores, que nunca llegan a ser importantes en *Rotiphyllum*.

Recapitulando, podríamos decir que microestructuralmente *Duplostella* estaría entre *Saleelasma* y *Sochkineophyllum? rodriguezi* (entre estos dos la distancia microestructural es mayor) dentro del grupo que podríamos hacer con todos aquellos taxones de esquema septal tripartito.

Duplostella sin embargo muestra un grado de diferenciación mayor que *Saleelasma* y mucho mayor que *Sochkineophyllum? rodriguezi*, respecto a *Zaphrentites* sp. (el otro grupo con microestructura tripartita y muralla compleja), debido al escaso o nulo desarrollo de morfologías pinnadas en cualquier estado ontogénico.

Su radialidad o ligero antipinamiento sin embargo son también marcadamente diferentes de los observados en los géneros esencialmente antipinnados *Cania* y *Maimonella* (de parecerse a alguno de estos dos se parecería algo más a este último), de los que se aleja netamente por la organización microestructural y por el desarrollo de los septos menores, así como por la evolución posterior del aparato septal (eje cerrado, irregularidades y giros).

En este sentido *Duplostella* sea quizás un grupo tan lejano de *Zaphrentites* como *Rotiphyllum* (en sus especies más derivadas) o como *Claviphyllum? sandoi*, en el sentido de que su divergencia se establece tempranamente en la ontogenia.

Capítulo VI-H

Rotifílidos con desarrollo de tríada antípoda : género

Saleelasma.-

***H-1) Introducción general.-**

Intuitivamente relacionables con formas del género *Rotiphyllum* incluimos el siguiente estudio sobre un grupo de corales que en mi Tesis de Licenciatura fueron tratados en dicho género. Al igual que *Rotiphyllum*, son corales de tendencia radial y que pueden desarrollar una región axial masiva de crecimiento centripeto.

Pero lo más interesante del grupo de *Saleelasma* es su relación tanto con la familia Antiphyllidae como con la familia Estereolasmatidae, en donde actualmente está incluido. Esta posición saca a relucir la validez y definición de ambas familias, así como la discusión sobre el valor de los rasgos diagnósticos utilizados.

***H-2) *Saleelasma* WEYER 1970.**

***Saleelasma alta* nov. esp.**

-Derivatio nomini: (del latín *altius*, alto) El nombre de la nueva especie ha sido elegido para hacer referencia a su posición estratigráfica (Viseense Superior). Esta especie sería la más alta definida hasta la fecha dentro del género *Saleelasma* WEYER 1970.

-Holotipo: LP1/8-8, dado que muestra caracteres intermedios entre formas más y menos avanzadas y pertenece al afloramiento donde los ejemplares son más numerosos. El resto de ejemplares de LP son paratipos.

-Diagnosis: "Corales ceratoides, con muralla externa lisa, suberectos a levemente curvos y lado cardinal en la zona convexa. Internamente caracterizados por la posesión de una tríada antípoda y un septo cardinal persistente más allá de la base del cáliz. Los septos menores a excepción de los Km, tienen un desarrollo variable, en general escaso, siendo contratingentes y sumidos en la estructura del septo mayor. En muchos de los casos estos septos menores son, más bien, flancos metriophylloides. La disposición septal varía de fascicular engrosada en secciones inferiores, a radial adelgazada en secciones caliculares. Tábulas poco o nada desarrolladas. La base del cáliz puede estar marcada por la aparición de un estrecho hueco axial. La muralla es de contacto neto y paralelo con las bases septales. Internamente su microestructura es la de un zig-zag lamelar angular. El mesoplasma septal está claramente dominado por LMN. Dichas LMN, que en cortes inferiores están en contacto en el eje siguiendo un patrón fascicular, hacia el cáliz pueden sufrir procesos de entrecortamiento e incluso desaparición parcial. El estereoplasma está formado por dos fases de anchura variable; la fase más cercana a la LMN es un diedro lamelar estrecho, abierto hacia el eje; la fase externa del septo es típicamente fibronormal y suele ser la más ancha y la que expresa la forma del septo, en general estrecho en su base y ancho en su zona axial. Sin disepimentos".

H-2-1) *Material.-

18 ejemplares distribuidos del siguiente modo: diez ejemplares en las Pilitas, LP2/10-29,

LP2/9-50, 19, LP1/8-8, 7, 6, LP2/8-39, 41, 53, 88. Un ejemplar en la Alameda II, LAII/4-4. Cuatro ejemplares de Mogotes cuatro, MO4-1, 2, 3 y 4. Tres ejemplares en La Sierra de la Estrella, nivel 18, SSE/18-65, 101 y 113. El material tipo es el correspondiente a Las Pilitas.

***H-2-2) *Morfología externa.*-**

La forma externa es ceratoide y la curvatura escasa (ver fig. 83), siendo la base del cáliz prácticamente horizontal. El lado cardinal ocupa la zona convexa, aunque debido a la citada suavidad de la curvatura, en algún caso la posición es menos definida (por ejemplo LP1/8-7 ó LA2/4-4).

Las irregularidades en la dirección de crecimiento son en general escasas. Sin embargo sí son muy notables cierto tipo de alteraciones que afectan a los ápices de la mayoría de los ejemplares. Dada la peculiaridad de este carácter será tratado aparte con más detenimiento (ver apartado H-2-5).

La longitud de los ejemplares estudiados varía entre 20 y 30mm y el diámetro máximo no supera los 12,5 mm (LP2/9-50), siendo la media de 11mm. La profundidad del cáliz es bastante variable (ver fig. 83), desde muy profundo (más de 1/2 de la longitud en LP2/8-41 ó SSE/18-101) a claramente superficial (LP1/8-6 ó SSE/18-65). Esta variabilidad no parece estar debida a diferencias tafonómicas, a excepción de los ejemplares LP2/8-88 y LP2/10-29 que sí podrían haber sufrido en algún grado la erosión de estas zonas. Una sucesión decreciente en la profundidad del cáliz sería como sigue:

- A 2/3-1/2: SSE/18-101*LP2/8-41*MO4-3*
- A 1/2-1/3: LA2/4-4*LP1/8-7*MO4-4*LP2/8-39*
- A menos de 1/3: LP2/8-53*LP1/8-8*LP2/9-50*LP2/9-19*LP1/8-6*
- Profundidad casi nula: LP2/8-88*LP2/10-29*SSE/18-65.

***H-2-3) *Morfología interna.*-**

***2-3-1) *Muralla externa.*-**

La muralla externa, verdadera epiteca en este caso, es una zona muy homogénea dentro del grupo. Su estructura es tan constante que no ha sido incluida como dato en la tabla de variabilidad. Las características son las siguientes:

- El grosor es muy pequeño en el comienzo del ápice, pero hacia el cáliz pasa a un grosor considerable. Este grosor, después de una zona de máximo, tiende a equilibrarse lentamente a medida que nos acercamos al cáliz (ver por ejemplo la ontogenia de LP1/8-8, fig. 82-4a a d).
- Externamente la muralla es lisa.
- En la parte interna la muralla tiende a formar, hacia el cáliz, pequeños pedestales sobre los que comienza la base septal. El contacto entre ambas fases siempre es neto o suturado. Los pedestales son ligeramente más altos en la zona en la que aparece un septo menor adosado. Estos contactos netos de la muralla con las bases septales da la sensación de independencia entre ambas zonas, lo que constituye un aspecto llamativo y fácil de reconocer en comparación con otras tipologías murales.
- La microestructura de la muralla es, prácticamente en todos los casos, lamelar en zig-zag angular (lám. XXIII-1a). La aparición de líneas de crecimiento correspondientes a pequeñas capas fibrosas, se registra más asiduamente en la pared calicular. Existe un caso, el del Holotipo, en el que la muralla sufre un proceso de dehiscencia o falso disepimiento a un diámetro no superior a 9mm (lám. XXII-1b). Esta estructura también

ha sido vista en el cáliz más alto de LP2/9-50 (lám. XXIII-1c). En ambas situaciones las pasadas fibrosas correspondientes a líneas de crecimiento son más abundantes.

La variabilidad en los caracteres de la muralla es, como decíamos, escasa y casi se reduce al mayor o menor desarrollo de líneas de crecimiento fibrosas en las zonas más cercanas a la base septal. Existe una pequeña variación en el patrón del zig-zag angular en el ejemplar LAII/4-4 (fig. 82-2), en la que las lamelas se disponen casi perpendiculares al borde de la muralla resultando en principio muy parecidas a fibras. Este patrón que se observa en la 1ª sección realizada, desaparece hacia el cáliz, a favor de la estructura típica. Lo que realmente ha sucedido en la sección inferior es que las estructuras tridimensionales que se corresponden al zig-zag angular como han sido descritas en el capítulo de introducción microestructural, se acercan localmente más a una forma cilíndrica que a una simple forma circular.

***2-3-2) Aparato septal:**

Dado el escaso o nulo desarrollo del tabulario (sólo tábulas esporádicas e incompletas en LP2/10-29, LP1/8-8 ó LP1/8-6, por ejemplo ver lám. XXI-3) hablar del aparato septal es casi hablar de todo el resto de la estructura interna.

Hemos dividido la exposición de los caracteres del aparato septal en una serie de grupos, ordenados del ápice al cáliz para su más fácil comprensión.

2-3-2-1) *Disposición fascicular: aparece en los primeros cortes y coincide con septos bastante engrosados en la región axial pero estrechos y cortos en su zona periférica (ver esquema de MO4-3a, fig. 84-1a'). Dichos septos poseen LMN nítidas, reunidas por fascículos en cada cuadrante y posteriormente unidas en el eje del coral (a estas características las hemos denominado "LMN totales" y "eje cerrado" en la tabla de variabilidad, al final del capítulo).

Las distintas zonas fasciculares denotan las fósulas casi por igual, siendo el mejor criterio para la orientación correcta de la sección, la identificación del septo Cardinal, único que no aparece agrupado y que además es ropaloide y llega hasta el eje. Tras la identificación del Cardinal, es sencillo comprobar la existencia de una tríada antípoda en el lado opuesto.

2-3-2-2) *Septo K y tríada antípoda: durante toda la ontogenia se observa que el septo K, o más bien la tríada K (dos Km apoyados directamente sobre dicho septo), sin llegar a tener una longitud claramente diferenciada del resto de los metaseptos como en *Sochikineophyllum* o en *Claviphyllum*, sí es algo más marcada, alcanzando, como el septo Cardinal, el eje del coral. Dado que no hemos encontrado secciones por debajo de los 3mm (para una interpretación de este hecho ver discusión sobre las alteraciones apicales), las secciones que hemos podido analizar siempre tienen más de 15 septos mayores, con 2-3 metaseptos en cada cuadrante.

Figura 81.- Morfología interna en *Saleelasma alta* (los asteriscos señalan los protoseptos y los puntos pequeños la presencia de septos adosados y/o dobles).-

1a-c.- LP2/8-38. Secciones seriadas.

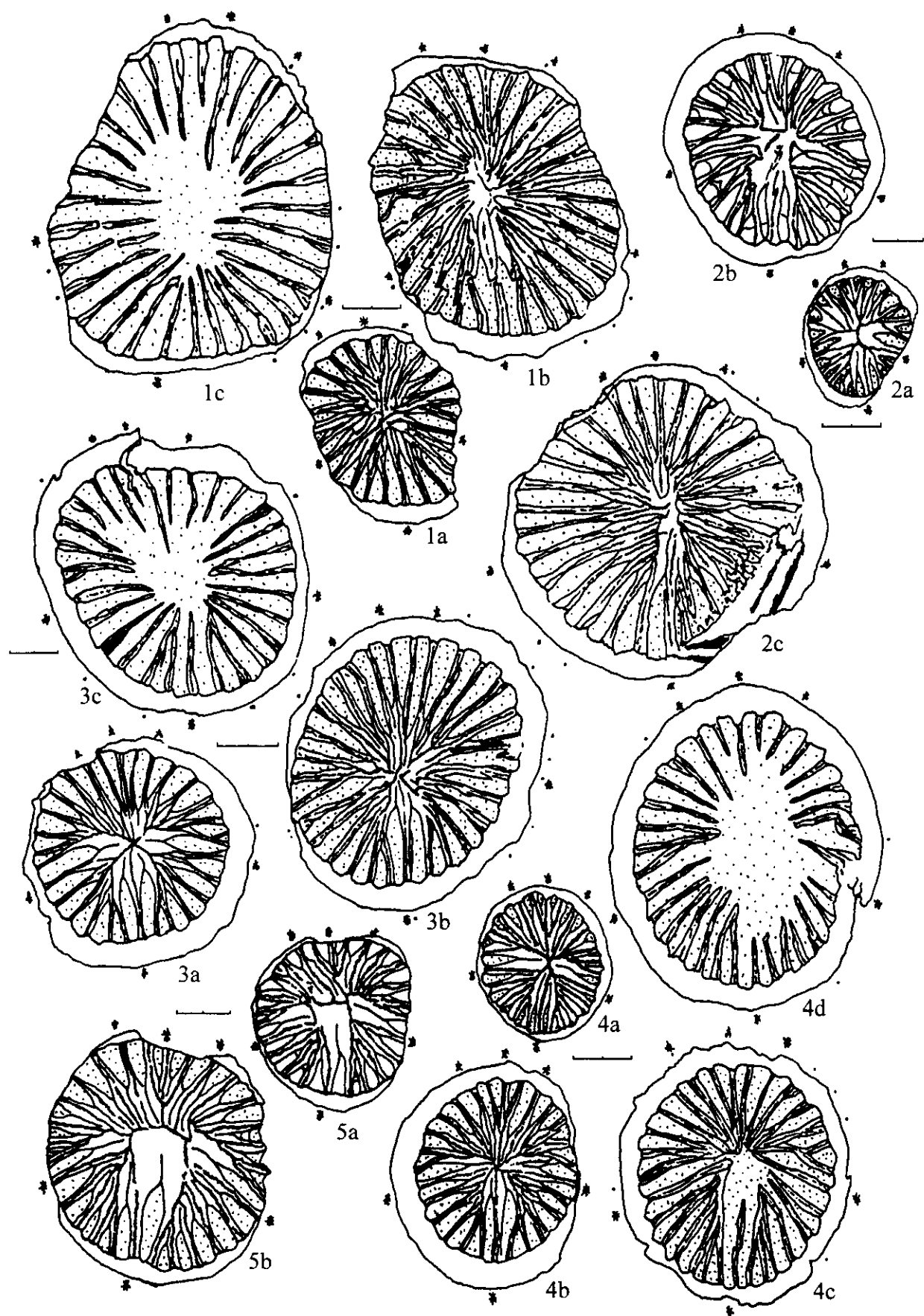
2a-c.- LP1/8-6. Secciones seriadas.

3a-c.-LP2/8-41. Secciones seriadas.

4a-d.- LP1/8-7. Secciones seriadas.

5a-b.- LP2/10-29. Secciones transversales.

Las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.



En todos los casos siempre es observable la triada antípoda y por tanto no sabemos exactamente el momento de su formación, aunque en *Rotiphyllum axiferum* Hudson, 1942, quizás la especie más cercana a la nuestra, la aparición de los Km tiene lugar entre la formación de Kl-1 y Kl-2. En los cortes con disposición radial y desarrollo evidente de otros septos menores comprobamos que la triada antípoda está realmente formada por los Km y el antípoda, ya que son los únicos septos junto con el cardinal, que no poseen Sm adyacente. La triada sólo llega a perder su contacto mutuo en la pared del cáliz, habiendo sido hallada en todos los corales estudiados y constituyendo un rasgo diagnóstico.

- *2-3-2-3) *Disposición Radial*: a medida que disminuye el ritmo de inserción, el número septal se va estabilizando y las estructuras se hacen más finas, la disposición tiende a ser radial (términos "radial" y "fasc-rad" de la tabla de variabilidad).

A excepción de algunos ejemplares, la mayoría alcanzan la radialidad, o cuando menos pierden la disposición fascicular. De hecho ejemplares como LP2/10-29 (fig. 82-3), SSE/18-101 (fig. 84-7), LP2/8-88 (fig. 84-3) ó MO4-3 (fig. 84-1) pierden dicha disposición aunque no desaparece las estructuras fosulares, remarcadas a veces (caso de LP2/10-29, fig. 81-5), por fuertes engosamientos o arcos fosulares. De este modo la disposición pasa a ser más bien pinnada (esto es lo que significa el término "fasc-pinn" de la tabla de variabilidad). En estos casos no llega a formarse hueco axial como en las formas radiales, pero la zona axial sí queda, al menos parcialmente, libre de los finales septales, como es el caso de LP2/8-88 o LP2/10-29.

- *2-3-2-4) *Hueco axial*: anunciando la base del cáliz se observa en algunos de los ejemplares más radiales, una zona donde los finales septales pierden definición (ver por ejemplo figs. 82-2, 82-3c, 84-6 o 81-2). En esta zona de fusión, el estereoplasma fibroso pierde importancia respecto a la capa de diedro lamelar donde las capas lamelares vergen paulatinamente hacia el eje. En algunos casos (LP2/9-50, fig. 84-6 y lám. XXII-2) esta hoquedad precalicular tiene una mayor organización, dejando al comienzo de la base del cáliz una pared cilíndrica perfectamente discernible.

- *2-3-2-5) *Retirada septal*: en la base del cáliz la retirada septal es también bastante característica, sobre todo en el hecho de la persistencia del septo Cardinal más allá de la misma (por ejemplo fig. 81-4c o 3c).

La retirada más rápida de dicho septo ya en las paredes caliculares, se acelera aún algo más en las formas más radiales (fig. 82-1c y 3d). Esto último no siempre se cumple, de hecho SSE/18-101 (fig. 84-7) que posee caracteres juveniles casi hasta la base del cáliz (disposición fascicular, LMN casi totales, escaso desarrollo de Sm adosados, etc.) muestra una retirada cardinal temprana.

Figura 82.- Morfología interna en *Saleelasma alta* (los asteriscos señalan los protoseptos y los puntos pequeños la presencia de septos adosados y/o dobles).-

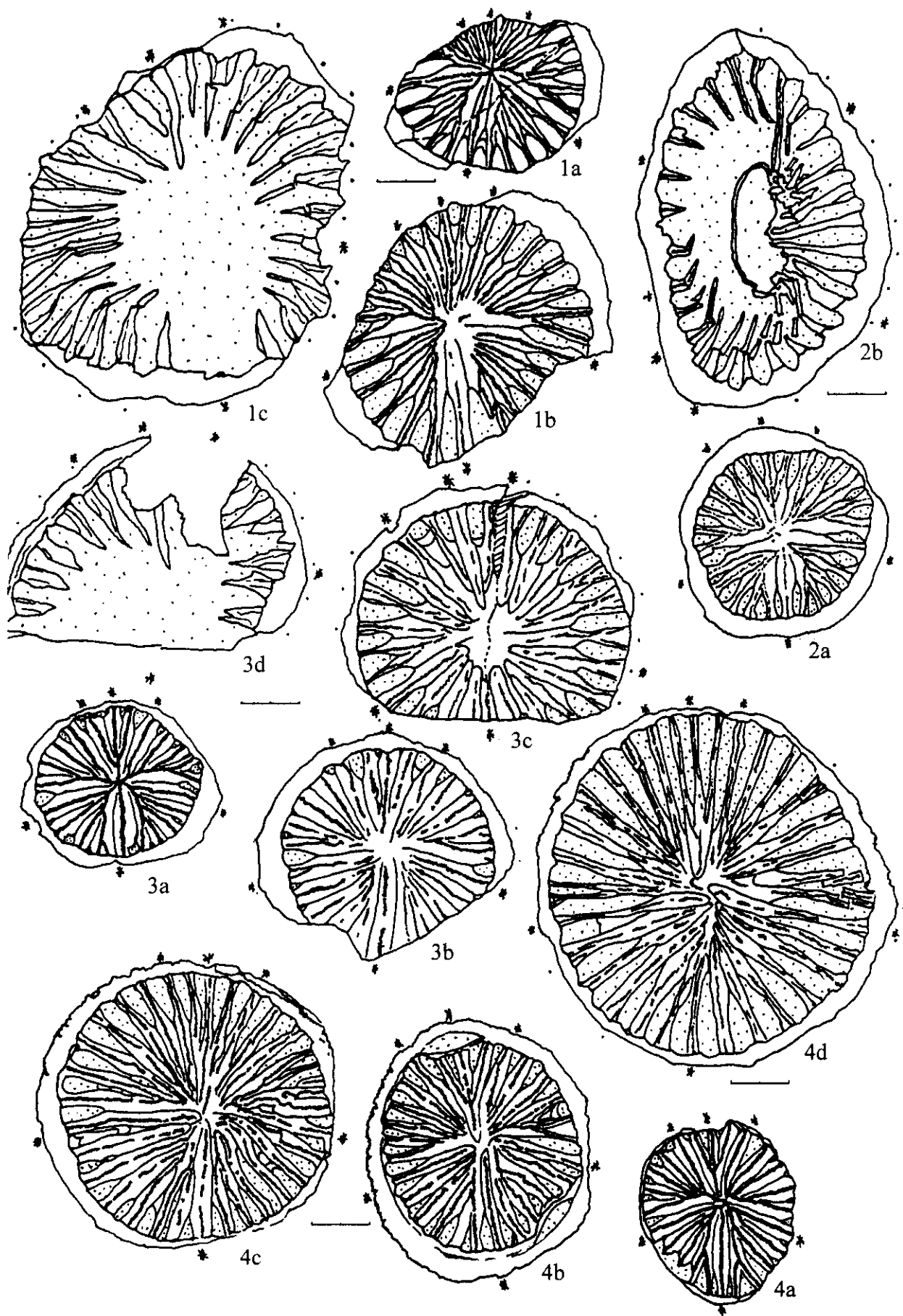
1a-c.- LP2/8-53. Secciones seriadas.

2a-b.- LAII/4-4. Secciones transversales.

3a-d.- LP2/9-19. Secciones seriadas.

4a-d.- LP1/8-8 (holotipo). Secciones seriadas.

Las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.



*2-3-2-6) *Septos menores*: una de las características por las que agrupamos los ejemplares citados bajo la misma especie es la posesión de una tendencia hacia el desarrollo de un tipo de septos menores contratingentes ciertamente especial.

En la tabla de variabilidad hemos utilizado distintos términos para describir el aspecto de los septos menores. En todos los casos, dichos septos aparecen fusionados con el estereoplasma del septo mayor adyacente en su cara cardinal. Cuando el desarrollo de dichos septos es regular y continuo les hemos llamado septos dobles ("dobles" en la tabla), cuando el desarrollo es irregular y discontinuo les hemos denominado simplemente adosados ("adosad" en la tabla).

Los septos adosados son casi indistinguibles, aunque aparecen, más o menos numerosos, en todos los ejemplares, menos, quizás, en LP2/10-29 (fig. 81-5). Estos septos muchas veces están más cercanos a carenas metriphyloides (ejemplares LP2/8-41, MO4-4, lám. XXIII-2 y 3) por su discontinuidad y por el hecho de que su aparición no guarda el orden de inserción propio de un Sm normal. Así, por ejemplo podemos tener un Sm en el Kl-3 dch. y en el Cl-2 izq. y ninguno más en el resto de los metaseptos. Además éstos, que aparecen en una sección pueden desaparecer en la sección siguiente y aparecer otros, asociados a nuevos metaseptos. La morfología es adosada existiendo sólo un par de casos (principalmente MO4-4, lám. XXIII-3) en los que el perfil sea típicamente carenal. Quizás la denominación más propia para estas estructuras sería la de "flancos metriophylloides esporádicos" pues pueden aparecer incluso sobre el septo cardinal, que nunca por definición desarrolla Sm contratingentes (ver fig. 81-3b). Pero las siguientes características nos hacen vincularlos claramente con Sm verdaderos:

1) Los menores adosados se comienzan a observar cuando el coral se acerca a la base del cáliz y aumentan su densidad en dicho sentido.

2) Estos septos son en algunos ejemplares (LP2/8-53, fig. 82-1, LAII/4-4, fig. 82-2, SSE/18-65, fig. 84-8, ó LP2/9-19, fig. 82-3) precursores de septos menores "dobles" perfectamente formados y contratingentes.

Los septos dobles son septos menores contratingentes que nunca aparecen separados físicamente del mayor adyacente (a excepción de SSE/18-65). Les hemos denominado así por su aspecto en cortes altos del cáliz, cuando ya se ha producido la retirada septal del eje. En estos casos las LMN se han difuminado casi por completo y lo que nos queda es una estructura septal engrosada similar a la de los septos lanceolados del grupo *R. rushianum* pero con una estructura interna (microestructural) radicalmente distinta (ver *R. rushianum*). Morfológicamente la principal diferencia consiste tanto en que su forma se debe a la unión de mayor y menor como, por otro lado, a la persistencia del pedestal mural sobre el que se apoyan (ver lám. XXIII-1c y 1e).

*2-3-2-7) *Diámetro/número de septos*: Este carácter es en principio bastante variable. Así para un diámetro de alrededor de 11mm podemos tener desde 22 SM hasta 31SM.

Sin embargo parece haber una explicación a tal variabilidad. El número menor de septos está relacionado con el mayor desarrollo de los Sm dobles, como demuestra el caso de LP2/9-50 o SSE/18-65 (lám. XXI-7 y 10). De hecho LP2/9-50, que alcanza el mayor diámetro de todos los ejemplares (13mm), es el que tiene los Sm más desarrollados (dobles ya desde los 8mm) y menor número de septos mayores (22). Ejemplares como LP2/8-19 (dobles desde los 9,5mm para 10mm de D. máximo y 23 Sm) o como LP2/8-53 (dobles desde los 11mm, 12,5mm de D. máx. y 27 septos) ambos con septos adosados precursores de los dobles, indican claramente el paso gradual hacia

LP2/9-50 (ver tabla de variabilidad).

H-2-4) *Observaciones microestructurales.

En la especie que nos ocupa existen dos sistemas de secreción claramente diferenciados, muralla externa y aparato septal.

La microestructura de la muralla ya ha sido expuesta al describirla morfológicamente. Como dijimos en aquel apartado, dicha estructura y el aparato septal son claramente independientes y lo mismo podemos decir para sus sistemas de secreción.

Aunque hemos realizado LU de cortes transversales y longitudinales (ejemplar LP2/9-50) no hemos realizado ninguna sección tangencial de la muralla externa. Aún así el zig-zag lamelar angular es similar a otros en los que las secciones tangenciales revelan una estructuración en dominios de segundo orden propios de lo que hemos denominado estructura en "caja de huevos", pero de la tipología más angular. Lo principal en esta organización es que la dirección de desarrollo de cada célula más o menos oval de la "caja" es perpendicular a la superficie externa de la muralla.

Como en otros grupos, dividiremos las observaciones respecto al aparato septal en dos grupos, mesoplasma y estereoplasma.

2-4-1) *Mesoplasma.

Como ya hemos indicado en otros apartados anteriores, el mesoplasma de este grupo está básicamente formado por LMN nítidas y bien desarrolladas. Las LMN en la zona apical fascicular son siempre completas ("totales" en la tabla de variabilidad), si bien en algún caso pueden existir condiciones de desequilibrio en el crecimiento que provoquen la aparición de LMN tortuosas. Dicho desequilibrio suele tener expresión en la geometría de la disposición general del coral (ejemplos buenos son LP1/8-6, fig. 81-2b, LP2/10-29, fig. 81-5 ó el offset presente en el cáliz de LP1/8-8, lám. XXII-1f). La interpretación de estas variaciones como puramente circunstanciales podemos basarla por ejemplo en la reversibilidad que se observa en LP1/8-6, caso en el que las irregularidades sólo se registran en el corte intermedio que es a su vez es de disposición más irregular.

La homogeneidad en el trazo que observamos en cortes apicales puede sufrir ciertas transformaciones según avanzamos hacia el cáliz. En el caso que nos ocupa las LMN nunca llegan a abrirse como sucede en otros taxones (ver *Sochikineophyllum* por ejemplo) si no que comienza a difuminarse y a entrecortarse ("entrecort" en la tabla de variabilidad).

Este proceso también observado en grupos como *Rylstonia* o *Convexiphyllum*, es sin embargo peculiar en este caso. Como podemos observar (lám. XXIII-1e), la LMN tiene un trazo inestable que tiende a desdoblarse, en un sentido aparentemente diagonal respecto al plano medio del septo. Esta asimetría en el desdoblamiento de la LMN afecta también al estereoplasma alrededor. A medida que este proceso se acentúa, las LMN van desapareciendo, relegadas a la parte más externa de la estructura septal doble. Finalmente, en el cáliz abierto, dichas LMN pueden haber desaparecido por completo ("abiertas" en la tabla de variabilidad), dando paso a un mesoplasma vermicular estrecho y escasamente diferenciado, cuyos elementos tienen una morfología granular mal definida.

Pensamos que la tendencia al desdoblamiento irregular de la LMN está íntimamente relacionado con la aparición de Sm similares a flancos *Metriphyloides* y su significado adaptativo puede muy bien consistir en un aumento del grosor de la zona septal sobre todo en las zonas periféricas, que como ya hemos dicho son las más adelgazadas de todo el coral (comparar con la muralla gruesa y la zona axial masiva adyacentes). A pesar de lo dicho, aún no

comprendemos perfectamente el proceso de formación de dichas estructuras.

Esta evolución, que podríamos denominar completa, solo aparece en cinco ejemplares (ver tabla), otros seis o siete tienen un estado intermedio y otros seis, un estado que podríamos denominar "primitivo, con LMN casi totales hasta el mismo cáliz.

**2-4-2) Estereoplasma.-*

El estereoplasma, como es propio de la tipología septal tripartita, está dividido en dos regiones principales, una interna lamelar y otra externa fibrosa.

La zona interna lamelar tiene una base ligeramente más ancha (dentro de lo ancha que puede ser en una base septal estrecha) que su zona intermedia, que tiende a desaparecer a favor de la capa secundaria fibrosa. Hacia el eje septal la región lamelar vuelve a ensancharse llegando a ocupar en algunos ejemplares más radiales, el total del espacio septal y dando lugar también a la zona axial cuando esta comienza a abrirse.

La estructuración en las zonas basal e intermedia del septo corresponde a un diedro abierto hacia el eje más o menos desarrollado (el desarrollo es más pobre en aquellos ejemplares en los que predomina la segunda capa fibrosa). Al ensancharse la zona axial del septo, el diedro se complica bastante, dando lugar a zonas de zig-zag desorganizado. En la zona axial de algunos ejemplares (ver apartado sobre el hueco axial) las lamelas pueden volver a rellenar ordenadamente el hueco.

En algunos casos el tejido lamelar del diedro se abre tanto que vuelve hacia atrás, pasando a formar el tejido del sello interseptal y cubriendo parcialmente la fase fibrosa externa, que da la sensación de pasar gradualmente de nuevo a elementos lamelares. Estos sellos no son constantes y sólo se forman entre algunos septos de las zonas más engrosadas de los ejemplares.

La fase fibrosa es la responsable de los mayores espesamientos de las estructuras septales. Esta capa es la única que sufre las alteraciones periféricas observadas en los ápices (ver lám. XII-3c), así como desarrollos asimétricos debidos al desdoblamiento de la LMN. De hecho muchas veces dichas asimetrías parecen anunciar la aparición de un Sm adosado o un flanco metriophylloide. Las pocas tábulas observadas corresponden a deshiccencias locales del tejido fibroso. Dichas deshiccencias tienen un sentido centrífugo de crecimiento, como en general puede interpretarse para toda la capa fibrosa. A este respecto es notable la total ausencia de recubrimiento fibroso sobre la parte interna de la muralla, pues dicha capa normalmente se va agotando hacia la base septal en aquellos cortes de mayor diámetro en los que los huecos interseptales se han abierto.

Cuando se desarrollan Sm dobles la fase que aparece entre ambas crestas septales, es lamelar, aunque los elementos son de pequeño tamaño y tienen una orientación tendente a la horizontalidad en el plano transversal del corte (lám. XIII-1c). La estructura interna de un Sm doble es muy difícil de discernir pues en ella coalescen tanto láminas medias desdobladas y parcialmente abiertas como estereoplasma lamelar con orientaciones variables. Además la ausencia de contactos netos entre las fases complican más aún la observación. A pesar de ello dicha estructura aparentemente desorganizada se adapta al esquema de dos crestas septales principales en los bordes, unidas por un tejido lamelar de dirección de crecimiento predominantemente horizontal.

Aunque un Sm doble es similar externamente a un septo lanceolado de tipo *R. rushianum*, la estructura interna y la orientación de los microelementos deshace por completo cualquier posible equivocación en este tipo de convergencia.

A nivel elemental observamos una gran variedad de tamaños y formas en los elementos, existiendo incluso algunas regiones transicionales entre el estereoplasma interno y el externo,

formado por elementos tridentes de pequeño tamaño.

***H-2-5) Alteraciones periféricas en los ápices de *Saleelasma alta*; una interpretación de la esqueletogénesis.**

Las primeras observaciones fueron hechas sobre el ejemplar LP2/9-50. En un principio este ejemplar no había sido relacionado con ningún grupo taxonómico en concreto.

Lo primero que llamó mi atención fue el estado de conservación de la zona apical, pues por aquel entonces estaba realizando un trabajo sobre la relación entre perforaciones y microestructura (FALCES, 1977).

A un tercio de la parte más baja del esqueleto, puede observarse en corte transversal, que la muralla externa se presenta separada del resto (lám. XXIII-1d). Además, el contorno de la sección, descontando la muralla desgajada, ofrece en sección pulida un aspecto claramente alterado. Dicha alteración es periférica y completa y tiene el aspecto de estar relacionada con la separación entre la muralla y el resto del ejemplar.

En lámina delgada el aspecto de la alteración no es tan espectacular como en sección pulida, pues uno de sus efectos más notables es el cambio de color, propiedad que varía mucho cuando invertimos la iluminación (transmitida por reflejada). A pesar de ello se observan las siguientes características:

- * El contorno de la sección muestra numerosas perforaciones, muchas de ellas de tamaño y forma similares a las producidas por algas Talofitas (FALCES, 1977). Sin embargo otras muchas son mayores y algunas más, están directamente relacionadas con los huecos interseptales y las bases de los septos.

- * En detalle, este segundo tipo, si bien en algún caso corta estructuras como las LMN septales o distintas zonas del estereoplasma (lám. XXIII-1b), en otros casos, sencillamente se trata de un estereoplasma de desarrollo irregular (lám. XXII-3d). Estos últimos se corresponden con los huecos interseptales.

- * Los bordes externos de los septos presentan sobre las irregularidades descritas, una fase en general fibrosa, similar a una muralla incipiente (lám. XXIII-1d), de hecho la muralla separada en este corte acaba desapareciendo y esta nueva capa llega a desarrollarse por completo como una muralla equivalente a la anterior (secciones consecutivas de LP2/9-50 en lám. XXI-7).

- * La morfología de las estructuras descritas no es regular y sin embargo afecta a todo el contorno durante al menos la mitad inferior (ver lám. XXII-3a-d).

En principio se pensó en algún tipo de organismo comensal que actuase en vida del ejemplar sobre toda su zona periférica, provocando primero la separación de la muralla y después estructuras mixtas, de carácter perforante unas veces y de carácter desestabilizador otras (en los huecos interseptales). De hecho, relaciones similares han sido descritas para corales tabulados de tipo michelinia (ver PLUSQUELLEC *et al.*, 1993).

Al tener sólo este ejemplar y ser la asociación tan peculiar y "extraña" pensamos que lo mejor era dejarlo hasta encontrar nuevos datos o estructuras similares en otras muestras.

Al hacer el presente estudio, ya más en profundidad, de uno de los grupos que en mi tesis de Licenciatura había incluido en el género *Rotiphyllum* (la presente especie *Saleelasma alta*), a resultado obvio que son el mismo taxón que LP2/9-50. Una de las observaciones más espectaculares consiste precisamente en la comprobación de que los procesos alterativos descritos antes, se observan con mayor o menor intensidad en la mayoría de los ápices de los restantes ejemplares (todos menos cuatro, que además quizás no presentan dichas alteraciones por no conservar la parte inferior a los 6-7mm de diámetro).

El carácter perforante de las estructuras descritas se pierde un tanto, pero el resto de

atributos como son los desequilibrios estereoplásmicos y los cambios de color se mantienen en todos los ejemplares citados.

En uno de los casos, LP1/8-8 (ver lám. XXII-1d a h), el cáliz muestra un nuevo coral surgiendo de la base calicular por una reorganización de la zona axial. Dicha sección de 3,3mm de diámetro, presenta también alteración periférica (XXII-1f y h). De hecho los cambios de color aparecen desde la parte en la que la zona axial del coral comienza a reorganizarse (XXII-1e y g). Preferentemente son notables los mismos cambios de color, muralla adelgazada, y líneas medias basales partidas en la base y con un color oscuro (con luz reflejada y sección pulida), como las de otros muchos ápices observados en varios afloramientos.

La sección del nuevo coral sin embargo no se parece internamente a una sección juvenil típica de un ápice. Esta sección no tiene una simetría clara, no desarrolla tríada, las LMN son exageradamente tortuosas y la microestructura del estereoplasma es completamente fibrosa. Esta falta de equivalencia entre un posible "offset" y las secciones apicales nos sugiere que la explicación de las alteraciones no se debe a ningún tipo particular de reproducción por gemación en el cáliz de un individuo adulto, similar a la presentada por LP1/8-8 y que este caso representa más bien un tipo infrecuente de rejuvenecimiento extremo.

La existencia de la separación mural observada en el ejemplar LP2/9-50 quizás es similar a las estructuras de deshiciencia incipiente observadas en el ejemplar LP1/8-8 (ver lám. XXII-1b) pero su aparición se circunscribe a ambos casos. El carácter perforante de algunas de las alteraciones de este ejemplar es también raro en el resto del material. Sin embargo los cambios de color, murallas finas, y rellenos estereoplásmicos irregulares, están generalizados.

Aunque no cabe duda de que las alteraciones apicales periféricas tienen un significado taxonómico, ya que aparecen en corales con la misma estructura y morfología, recolectados en afloramientos diferentes (como son LP, MO y SSE) y están ausentes por completo en el resto de los corales estudiados en dichos afloramientos, también es obvio que la interpretación de su formación presenta muchas dificultades.

La hipótesis a proponer debe explicar todas las observaciones realizadas:

- a) Los ápices de los ejemplares afectados nunca son menores de 3mm de diámetro y están rellenos de sedimento (ver ápice de LP2/9-19, lám. XXII-3b).
- b) Mientras que en las zonas más bajas de los ápices alterados, la muralla externa es muy fina o inexistente, las alteraciones en zonas más altas de los mismos casi siempre aparecen recubiertas por una muralla externa con tendencia a ser gruesa (menos LP2/9-50 en el que dicha muralla está separada del coral). Dicha muralla sólo se ve afectada por cambios de color, nunca por las irregularidades observadas en el estereoplasma septal.
- c) Las transformaciones en el color y las irregularidades en el desarrollo de los huecos interseptales están generalizadas. El aspecto perforativo de las mismas así como las separaciones o deshiciencias murales son sin embargo escasas.
- d) Los cambios de color como son el oscurecimiento de los huecos interseptales y las LMN negras con luz reflejada (deberían ser blancas), aparecen también en el proceso de "rejuvenecimiento" de LP1/8-8.
- e) Los ápices afectados tienen siempre estructuras muy engrosadas por estereoplasma fibroso. Dicho estereoplasma no llega a tapizar la parte del lóculus que linda con la muralla externa.
- d) También la misma morfología fascicular de dichos ápices, con LMN unidas en el eje y su relación con la organización microestructural descrita, deben implicar, como veremos, una dinámica de crecimiento determinada.

*Las respuestas:

-La hipótesis del organismo comensal tiene varias dificultades. Es difícil de imaginar qué tipo de organismo afectaría sólo al borde externo de zonas apicales para después desaparecer, máxime cuando el estado correspondiente a tales tamaños debió ser muy corto temporalmente dentro de la ontogenia del coralito. Además dicho comensal estaría presente en todo el perímetro y su actividad no dejaría marcas singulares (en el caso de tabulados la cuestión es diferente ya que la relación de la colonia con el sustrato es necesariamente diferente a la que pueda tener una forma solitaria y ceratoide).

-Los rasgos citados sugieren más bien un proceso interno del coral. Un proceso patológico no parece adecuado, pues una enfermedad podría afectar a los ejemplares de una población pero es bastante raro que dicho fenómeno se repitiera en afloramientos separados en el tiempo y el espacio.

-Que las características de los ápices se deban a un determinado tipo de reproducción por gemación, como en un principio parecía indicar el "offseting" observado en el cáliz de LP1/8-8, queda descartado por las características morfológicas del supuesto nuevo individuo, que no guardan ninguna relación con la geometría fascicular de una sección juvenil verdadera.

**La explicación que por el momento nos parece más plausible es ésta:*

El crecimiento del coralito comenzaría en el eje coralino y los septos se irían diferenciando excéntricamente. Dicha posibilidad no implica que el ápice tuviera que estar necesariamente desnudo. De hecho pensamos que la muralla externa se va formando más o menos a la vez, pero como una estructura separada físicamente que rápidamente entra en contacto. Bajo este concepto no es de extrañar que los ápices aparezcan rellenos parcialmente por sedimento.

La citada separación explicaría las alteraciones como inestabilidades en la conjunción entre ambas estructuras, principalmente en el desarrollo del estereoplasma fibroso y la pared mural interior. La perfecta equilibración entre los dos sistemas secretores se iría consolidando con la ontogenia, pero en algunos casos, como LP2/9-50, esta zona de inestabilidad habría provocado la separación local de la muralla externa. En este ejemplar posteriormente se habría producido la perforación como un fenómeno no relacionado genéticamente (de hecho el análisis del sedimento indica que el ejemplar sufrió dos fases de relleno, ver lám. XXIII-1).

Los ritmos de crecimiento de la muralla y el aparato septal según esta hipótesis irían variando con la ontogenia, y si en los ápices los engrosamientos son muy marcados, hacia el cáliz se van circunscribiendo a la zona axial únicamente, afinándose y desapareciendo hacia las bases septales que por tanto tienen una menor posibilidad de inestabilidad.

Los cambios de color en las LMN puede explicarse por lo siguiente: en la zona periférica, localmente, la línea media se abriría hacia la zona externa aún sin muralla. Los mismos procesos de inestabilidad que provocan el cambio de color (¿más materia orgánica?) en las demás zonas son responsables también de la tinción de estas aberturas irregulares. Esta idea se ve apoyada por las características observadas en el proceso de offseting de LP1/8-8. La tinción de las LMN del coral productor vistas en lámina delgada indican que los septos se abren del mismo modo por ahí. En cierto modo es como si el septo parental sufriera una debilitación en dicho punto.

Por supuesto el crecimiento sólo sería excéntrico para el estereoplasma. Las LMN seguirían teniendo una dirección vertical de avance y claro está, serían previas al mismo. De este modo finalmente la base de la LMN descansa sobre la muralla externa sin ningún estereoplasma que las separe.

La hipótesis expuesta tiene la virtud añadida de explicar los contactos netos entre septos y muralla externa y el desarrollo hacia el cáliz de "pedestales" murales hacia la base septal así

como las fases microestructurales descritas (por ejemplo el diedro abierto hacia el eje, o la estructuración del estereoplasma fibroso).

La verificación completa de las ideas propuestas se vería realizada con el hallazgo de un ápice completo, que quizás podría ser costoseptal. Según la hipótesis, esta estructura sería realmente muy delicada. La no conservación también puede deberse a algún problema en la calcificación en las zonas más distales del ápice o a problemas biestratinómicos no reconocibles. Apoyando la idea de una calcificación deficiente en las zonas afectadas, podemos observar cómo en el proceso de "rejuvenecimiento" de LP1/8-8 hay una fase (lám. XXII-1g) en la que queda remarcada una separación de la matriz sedimentaria pero sin que se observe parte esquelética alguna.

H-2-6) *Correlación de los datos. Consideraciones sobre la variabilidad.

A pesar de la variabilidad observada consideramos que existen criterios suficientes para desestimar la posibilidad de subdividir el grupo formado por estos dieciocho ejemplares, máxime cuando la mayor parte de ellos pertenecen al mismo nivel estratigráfico y a afloramientos cercanos y similares.

De todos los caracteres observados unos cuantos resultan constantes para todo el grupo. Son: disposición fascicular en las fases juveniles, tríada antípoda ya formada a menos de 3mm de diámetro y constante hasta el cáliz abierto, septo cardinal conspicuo hasta el cáliz abierto, estructura constante y homogénea de la muralla externa, bases septales de contacto plano y neto y alteraciones periféricas apicales.

Todos los demás rasgos, si bien son diagnósticos, son más bien considerados como líneas de cambio. Para hablar de dichas variaciones y de su verdadera polaridad vamos a utilizar el siguiente argumento: las disposiciones que consideramos más derivadas dentro del conjunto son aquellas que están más transformadas respecto a las secciones apicales.

De este modo pensamos que la disposición radial es más derivada que la disposición fascicular, que es típica de los ápices.

Utilizando el citado criterio de polaridad observamos que existe una escala de variación en la que los términos más derivados poseen algunos o todos de los siguientes caracteres: radialidad, Sm dobles, LMN abiertas y hueco axial.

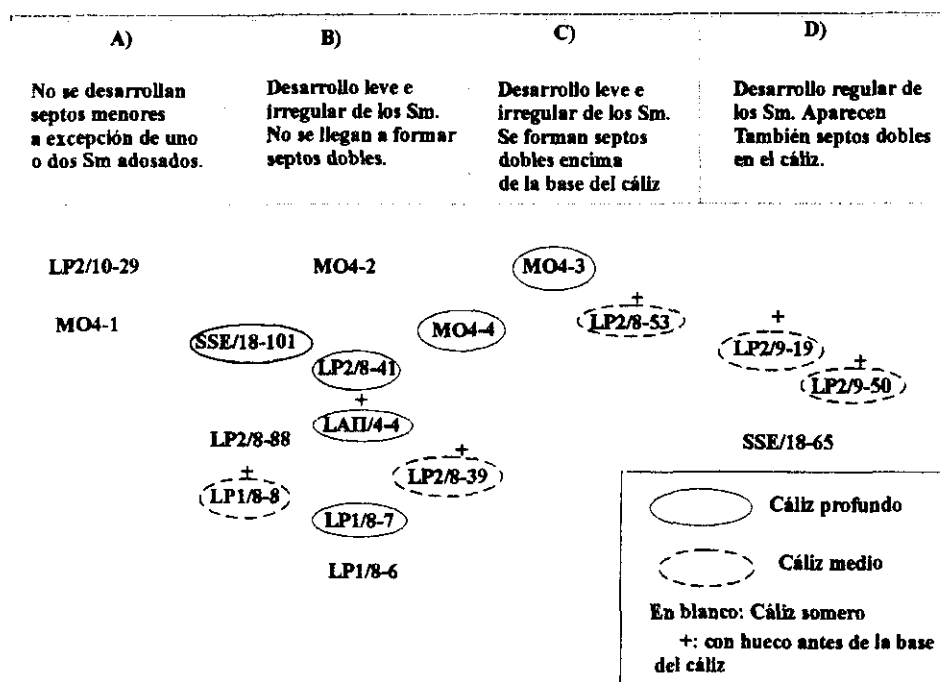
Bajo este punto de vista el ejemplar más transformado es LP2/9-50. Casos híbridos o intermedios que demuestran la imposibilidad de una división del grupo elegido son varios:

Así por ejemplo LP2/8-39 ejemplar con una organización muy parecida a LP2/8-53, no llega a desarrollar septos doble ni en el cáliz y las LMN no llegan siquiera al estado de subdivisión; LP2/8-88, que no alcanza la radialidad y sólo posee un menor adosado, desarrolla sin embargo muy bien el entrecortamiento de la LMN; MO4-3 que en la base del cáliz no tiene prácticamente ninguno de los atributos que he denominado como derivados y sin embargo en el cáliz abierto llega a desarrollar septos dobles sin rastros de LMN.

Por otro lado, caracteres como la retirada más o menos rápida del septo cardinal ya en la pared del cáliz, profundidad del mismo, trazado tortuoso de las LMN o desarrollo desigual de las fases estereoplásmicas, parecen ser rasgos de menor valor taxonómico.

Asignar parte de la variabilidad descrita a diferencias en el estado ontogénico debe primeramente cumplir con el requisito de que la estructura observada como supuestamente juvenil pueda transformarse en la estructura supuestamente considerada como madura. Esta posibilidad parece en general poco factible para casos como los expuestos de la serie LP2/8-39, 8-53, 9-19, 9-50 referente sobre todo a la evolución de los Sm.

Saleelasma alta: variabilidad en los septos menores y la profundidad del cáliz



Variabilidad en la disposición septal.-

A) Escasa radialidad. Fósulas hasta el estado adulto.-
 B) La radialidad se alcanza hacia la base del cáliz.-
 C) La radialidad se alcanza antes de la base del cáliz.-

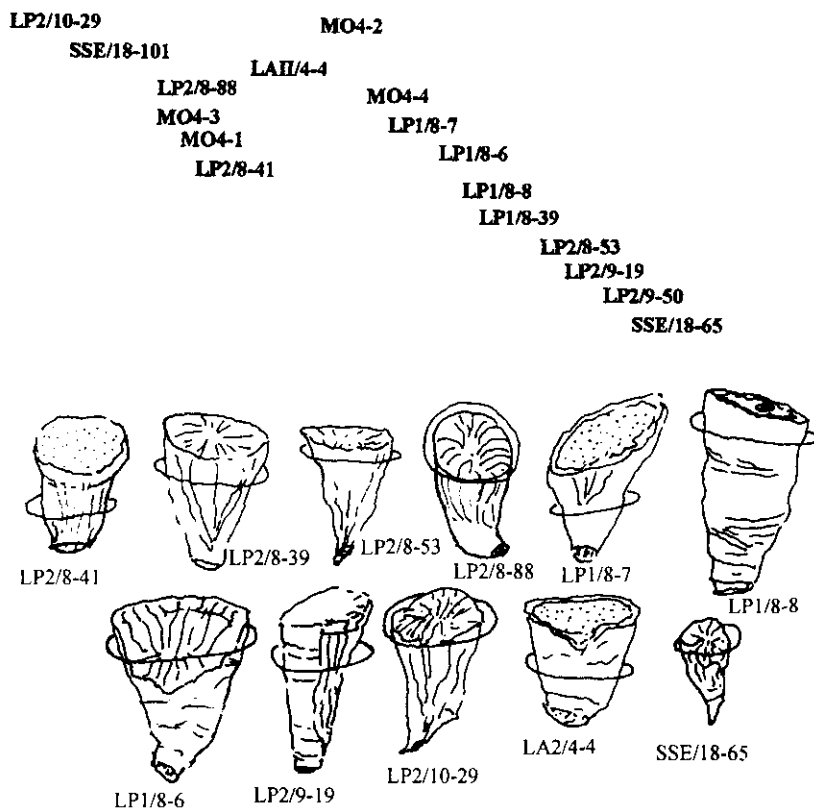


Figura 83: Variabilidad y formas externas en *Saleelasma alta*.

El caso de LAII/4-4 con un cáliz ocupado por mitad de septos dobles abiertos y mitad de septos simples con LMN, unido a un tamaño en general algo menor a la media (aprox. 10mm de d. máx. y 25 septos) sí podría corresponder a un ejemplar algo menos desarrollado.

***H-3) Discusión -**

***H-3-1) Nivel de Género y Familia -**

Para empezar y a modo de marco general diremos que dentro del Carbonífero inferior, estamos hablando de un grupo de formas conocidas en toda su extensión y en principio bien representadas (HUDSON 1943a, pg 137) pero cuya descripción es incompleta, al menos en el Viseense medio y superior. Este grupo morfológico consiste en formas de estructuración de tipo "omaliusi" (ver CARRUTHERS, 1908, HILL, 1938 ó HUDSON, 43a y HUDSON & FOX, 1943) pero con la posesión de una tríada antípoda y Sm de desarrollo tardío e irregular.

En nuestro grupo la estructuración, aún siendo del tipo "omaliusi", es más cercana al género *Rotiphyllum*. Dicha estructuración incluiría nuestros ejemplares en la diagnosis de la Familia Antiphyllidae, ya que presenta rasgos diagnósticos de la misma, como son:

- *Lado cardinal ocupando la zona convexa (sólo cuando el coral presenta alguna curvatura).
- *Tendencia a desarrollar una disposición radial del aparato septal.
- *Retirada del septo cardinal no verificada hasta la pared calicular.
- *Posesión de una región central masiva (ver "estereocolumnilla" en el glosario o la introducción a *Rotiphyllum*).
- *Septo K ligeramente más marcado que los demás metaseptos.

Sin embargo, el desarrollo temprano de una tríada antípoda y la posterior aparición, cerca de la base del cáliz, de Sm irregulares y discontinuos, similares a flancos metriophylloides, situaría el grupo en relación con la Familia Estereolasmatidae.

La especie más cercana a las formas aquí descritas es *Rotiphyllum axiferum* HUDSON, 1943a, definido en el Viseense Inferior del Noroeste de Yorkshire.

Para HUDSON, el desarrollo de septos menores contratingentes es un carácter que sólo tiene importancia a nivel específico.

En su trabajo de 1943a, este autor sugiere una posible línea de evolución en la que *R. axiferum*, que desarrolla los Sm contratingentes (en realidad son "dobles" según nuestra terminología) sólo a partir del estado ephébio, pasa a *R. aff. axiferum* que ha perdido casi por completo dichas estructuras, conservando únicamente la tríada antípoda.

Frente al desarrollo de los septos menores, HUDSON consideraba mucho más importante la estructuración general del coralito.

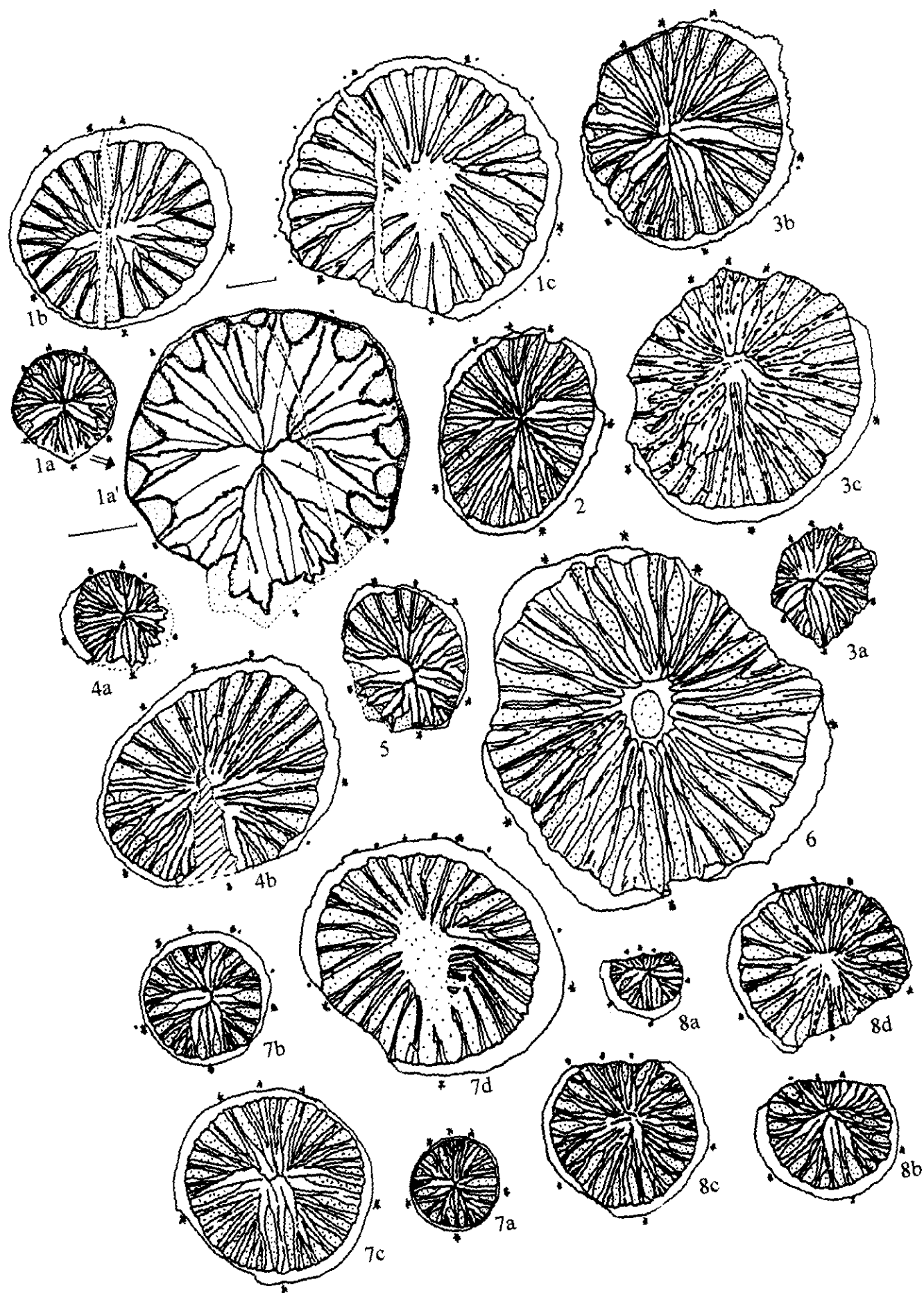
Figura 84.- Morfología interna en *Saleelasma alta* (los asteriscos señalan los protoseptos y los puntos pequeños la presencia de septos adosados y/o dobles).-

1a-c.- MO4-3 (la primera sección ha sido aumentada en 1a', para observar el aspecto de las regiones periféricas deformadas).

2.-MO4-1. 3a-c.- LP2/8-88. 4a-b.- MO4-4. 5.- MO4-2. 6.- LP2/9-50.

7a-d.- SSE/18-101. 8a-d.- SSE/18-65.

Las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.



Así pues según los criterios de este autor, nuestro grupo debería entrar en el "plexus" de *Rotiphyllum omaliusi*, lo que actualmente significa pertenecer a la familia Antiphyllidae.

WEYER (1970 y 73b) saca del grupo "omaliusi" todas las especies con Sm contratingentes, quedando *R. axiferum* incluida en alguno de los dos nuevos géneros, *Drewerelasma-Saleelasma*, propuestos por él para tales formas¹.

Posteriormente, WEYER (1975), en su redefinición de la Familia Antiphyllidae incluye en la misma *Drewerelasma-Saleelasma*, recogiendo en cierto modo la idea del "plexus de *Fasciculophyllum omaliusi*", grupo que en su redefinición quedaría separado en los géneros *Drewerelasma-Saleelasma* por un lado y *Rotiphyllum* por otro.

HILL (1981), pone en sinonimia *Drewerelasma* con *Saleelasma* (pues no reconoce cómo válido el rasgo separador de ambos géneros²), cambiando además este grupo, de la Familia Antiphyllidae a la Familia Stereolasmatidae (formada principalmente por géneros del Devónico), basándose en las citadas características de los septos menores.

Los autores que con posterioridad han comentado en algún momento este grupo, como son FEDOROWSKI (1987, pgs. 33-36) o el mismo WEYER (1994) aceptan actualmente el cambio de Familia propuesto por HILL, no así la sinonimia de los géneros, que al menos WEYER sigue utilizando por separado.

Vemos pues que las dos posibilidades, Antiphyllidae frente a Stereolasmatidae, son claramente contrapuestas. Antiphyllidae parece en principio, intuitivamente, tanto por cercanía estratigráfica como por organización similar, la propuesta más aceptable, como bien demuestran los trabajos de HUDSON. Stereolasmatidae sin embargo, es una posibilidad que enfatiza la importancia de los caracteres menos obvios, pero claramente más peculiares y de difícil explicación, como es la posesión de una tríada. Esta posibilidad es interesante porque indirectamente cuestiona muchos de los rasgos diagnósticos de la Familia Antiphyllidae.

La cuestión se puede complicar aún más si consideramos el notable parecido de nuestros ejemplares más derivados como pueden ser LP2/9-19, 50, con las formas menos carenadas del género *Duplocarinia* FEDOROWSKI, 1986 (perteneciente a la Familia Asserculinidae, definida en el Pérmico de Timor) tanto en los caracteres microestructurales, como puede ser la evolución de las líneas medias o las relaciones entre la muralla y el aparato septal, como en la índole precursora de Sm adosados en *Saleelasma* con carenas precursoras de Sm en *Duplocarinia* (ver FEDOROWSKI, 1986, pg. 198).

*En nuestra opinión:

Como exponemos en el capítulo sobre *Rotiphyllum*, existen una serie de ejemplares, clasificados como *Rotiphyllum? saleelasmiforme* sp. nov., provenientes de la Sierra de la Estrella, que muestran caracteres intermedios entre *Rotiphyllum* (en relación con las especies *R. omaliusidensum*) y *Saleelasma alta*. Estos caracteres se refieren al tipo de muralla, a la microestructura y morfología general y a la aparición muy esporádica de algún septo doble. Sin embargo tales ejemplares nunca desarrollan tríada y su distribución fasciculada es mucho menos regular (ver

¹ La citada pareja de géneros se diferencia por el tipo de retirada del septo cardinal más arriba de la base del cáliz. *Drewerelasma*, género típico del Hastariense (Tournaisiense inferior-medio) no registra ninguna aceleración en la retirada del citado septo, mientras que *Saleelasma*, género más común del Ivoriense (Tournaisiense medio-superior), sí registra dicha aceleración respecto a los demás metaseptos. Dicha diferencia no puede ser observada en *R. axiferum* pues falta el estudio de esta zona del coral, de ahí la indefinición en la determinación genérica para la especie Inglesa.

² Nuestra posición al respecto es similar a la de HILL. Pensamos que el rasgo de la retirada del Cardinal no es de una importancia grande al menos en nuestro material. De hecho no se verifica en absoluto la tendencia a un acortamiento del mismo propia de *Saleelasma* frente a *Drewerelasma*. Lo más común es un retirada igualada o sólo levemente anterior del Cardinal (a excepción de un solo ejemplar SSE/18-101).

apartado VI-I-2-7).

La posesión de septos menores discontinuos e irregulares previos a la aparición de los definitivos (dichos septos serían similares a la tendencia carenal de *Saleelasma*) han sido también observados en otros grupos poco relacionados, como por ejemplo en algunos ejemplares de *Ufimia cerezoi*, pareciendo indicar que quizás no sea éste un rasgo de importancia más que a nivel de especie.

La cuestión más difícil de solucionar en las interrelaciones propuestas, es la interpretación de la tríada antípoda, ya que su aparición en la ontogenia es muy temprana, excesivamente temprana en comparación con el desarrollo del resto de los menores.

A pesar de todo, pensamos que la existencia de un grupo como *Rotiphyllum? saleelasmiforme*, al menos en nuestros afloramientos, conecta claramente ambos grupos y a buen seguro indica que pertenecerían a un mismo grupo Familiar.

Quizás la solución sea invalidar tanto Antiphyllidae como Estereolasmatidae y proponer otra Familia cuya definición incluya las variaciones descritas. Para ello sería necesario revisar el material tipo de los taxones que fueron utilizados para definirlos, labor que aún no ha sido realizada.

***H-3-2) Nivel de Especie. Justificación de la elección de una especie nueva. -**

Como ya hemos dicho arriba nuestro grupo es cercano a la especie *R. axiferum* (o mejor *Saleelasma axiferum*). Las diferencias que justifican la elección de una nueva especie por nuestra parte se basan en:

-La diferencia en la relación evolutiva entre el desarrollo de los septos menores contratingentes y la radialidad.

-El mayor grado de evolución que alcanzan las tendencias morfológicas en nuestro grupo.

Para nosotros, como explicamos en la sección descriptiva, los septos menores bien desarrollados se consideran un rasgo derivado claramente relacionado con la mayor radialidad del aparato septal.

En *R. axiferum*, como acabamos de exponer en un párrafo anterior, la situación es a la inversa (aunque quizás un estudio más profundo de dicha especie podría cambiar la interpretación).

En cuanto al segundo punto, y según los datos e ilustraciones disponibles en el citado trabajo del autor inglés, *Rotiphyllum axiferum* no llega a desarrollar un hueco axial similar al descrito por nosotros, ni sus ejemplares más derivados disminuyen su densidad de septos mayores al verificarse un mayor desarrollo de los menores. Por otro lado en *Saleelasma alta* no llega a aparecer el desarrollo de tábulas cónicas completas como las descritas en *R. axiferum* (tan típicas de un antiphyllido).

Otros caracteres como puede ser los microestructurales, o la posesión de alteraciones periféricas en el ápice son improbables de momento, aunque pensamos que en el futuro las morfologías similares a *Saleelasma alta* podrían revelar también ápices alterados.

Esta previsión se basa en que la explicación dada para la producción de los citados ápices implica un determinado tipo de esqueletogénesis y por tanto una correlación morfológica más o menos directa.

Finalmente diremos que *S. alta* podría corresponderse a alguna de las formas citadas por HUDSON (1943a) como corrientes en el Viseense medio y Superior de las Islas Británicas, pero que aún no han sido descritas en la literatura. Así, por tanto, su descripción en el Viseense superior de Ossa Morena no implica que dicho taxón tenga que ser endémico de la región, quedando de momento en el aire su valor bioestratigráfico.

Tabla de variabilidad para Duplostella fedorowskii

Sigla	Diam.	Nº sept.	Long Sm	Ap. LMN	% diedro	Ap. axial	Vórtice	% tabulas	Otros
LP2 10-9a	9.5	27 tercio	baja	alto			ausente	ausente	algo de dif. sept
b	14.7	32 mitad	media	alto		caliz	leve izqd	medio	caliz con reelab.
LP2/10-41a	6.5	25 tercio	baja	alto			medio izqd	ausente	
b	14	33 dos tercios	media	medio		ausente	medio izqd	medio	
SC 3-10b	8.5	29 tercio	media	bajo			ausente	ausente	
d	11	32 mitad	total	ausente		ausente	alto izqd	alto	radial y abierto
SSE 10-16a	3.7	18 sólo Km	total	medio				ausente	
b	8.7	26 tercio	baja	medio			leve dech.	bajo	
c	13	27 mitad	total	medio		media	leve dech.	medio	Card. lateral
SSE 10-18a	8.5	26 mitad	media	bajo				medio	
b	10	28 dos tercios	total	bajo				bajo	
c	11.5	31 dos tercios	total	ausente		leve	izqd.	bajo	Card convex.
SSE 10-19a	5	23 cuarto	baja	bajo				no	
b	8	26 mitad	baja	bajo			leve izqd	medio	
c	10	29 dos tercios	casi total	bajo		leve	leve izqd	medio	Card convex lat.
SSE 10-50	8.5	22 mitad	ausente	bajo		ausente	ausente	ausente	
SSE 10-53	9	25 tercio	ausente	bajo		ausente	ausente	ausente	
SSE 12-5a	9.5	26 dos tercios	total	ausente		leve	ausente	alto	
b	19.5	28 tres cuartos	total	ausente		alta	ausente	muy alto	Erecto, Card conv
SSE 14-1	10.5	22 medio	media	medio		leve	ausente	bajo	Denso, Nº sept. bajo
SSE 14-2	8.5	24 tercio	media	medio		?	ausente	bajo	
SSE 15-10a	8	24 mitad	casi total	bajo		leve	ausente	medio	
b	10.5	25 dos tercios	total	ausente		alta	ausente	muy alto	Algo de crenul.
SSE 18-11a	4.5	18 sólo Km	baja	bajo			izqd.	ausente	
b	6.3	22 cuarto	baja	bajo			izqd.	ausente	
c	10	26 tercio	media	bajo			ausente	ausente	
d	12.5	28 mitad	total	ausente		media	ausente	bajo	Holotip. C. en lat.
SSE 18-17a	8	24 tercio	media	medio			leve dech.	bajo	
b	10	29 mitad	media	medio		ausente	leve dech.	bajo	Erecto, C en conv
SSE 18-47a	9	25 mitad	baja	bajo			dech.	medio	
b	10.6	29 dos tercios	media	bajo		ausente	dech.	alto	
SSE 18-29a	6.5	22 mitad	media	medio			izqd.	medio	
b	9.5	27 dos tercios	casi total	ausente		ausente	izqd.	medio	
SSE 18-105 a	1.9	15 ausentes	baja	ausente			ausente	ausente	
b	4.5	19 cuarto	ausente	ausente			izqd.	bajo	
c	7.5	24 mitad	ausente	ausente		leve	izqd.	medio	
d	10.5	26 tres cuartos	casi total	ausente		ausente	izqd.	bajo	
SSE 18-96	10.5	25 mitad	ausente	bajo		ausente	ausente	bajo	
SSE 18-114" a	3.8	20 Km	media	ausente			leve izqd.	bajo	
b	12.5	33 mitad	casi total	ausente		ausente	izqd.	medio	
SSE 18-114'	10.5	28 mitad	media	ausente		ausente?	?	bajo	
SSE 18-114" a	4.7	19 ausente	ausente	ausente			ausente	bajo	
b	7.5	23 mitad	baja	ausente		media	ausente	bajo	
SS 18-71a	4.6	18 sólo Km	ausente	ausente			ausente	ausente	
b	7.2	24 mitad	baja	ausente		ausente	ausente	ausente	C. en conv.
SSE 18-101	9.5	25 mitad	baja	ausente		ausente	ausente	ausente	

Tabla de variabilidad para Saleelasma alta

Sigla	Dm. alar	Dm. C-K	Nº sept	Disp. sept	Septos menores	LMN	Esterp. Fibroso	Zona axial	Otros
L12-4-4 a	7	7	22	fascic	no	total 1/2	alto	cerrado	* Cáliz prof., alterac. apical media, muralla pseudofibrosa, retirada de C y K igualadas.
b	8	8	25	radial	8 dobles	entrecort	bajo	abierto	
c	9.5	9.5	25	caliz	8 dobles	1/2 abiert	bajo	caliz	
LP2-8-41 a	8	7.5	27	fascic	no	total	medio	cerrado	* Cáliz muy prof., algún Sm es carena, retirada de C y K igualadas.
b	9	10	27	fascic	5 adosad	total	bajo	cerrado	
c	10	10	28	caliz	6 adosad	total	bajo	caliz	
LP2-8-39 a	6.5	7	24	fasc-rad	no	total	bajo	cerrado	* Cáliz prof., retirada de C algo anterior a K.
b	9.5	11	28	radial	5 adosad	total 1/2	bajo	abierto	
c	11	13	28	caliz	8 adosad	total 1/2	bajo	caliz	
LP2-8-53 a	8	8	24	fascic	no	total	medio	cerrado	
b	10	10	25	fascic	no	total	medio	abierto 1/2	* Cáliz medio, alterac. apical leve, retirada de C anterior a K, forma intermedia hacia LP2-9-19.
c	11	11	27	radial	16 dobles	entrecort	medio	abierto	
d	12.5	13	27	caliz	Todos	abierto	ausente	caliz	
LP1-8-7 a	4.7	5.5	21	fascic	no	total	medio	cerrado	
b	7	8	25	fascic	no	total	bajo	cerrado	* Cáliz prof., alterac. apical alta, retirada de C algo anterior a K.
c	9	10	27	fascic	5 adosad	total 1/2	bajo	bas caliz	
d	9.5	11	29	caliz	3 adosad	total 1/2	bajo	caliz	
LP1-8-6 a	5.3	5.6	21	fascic	no	total	alto	cerrado	
b	9	9	24	fasc-giro	no	irregul t	bajo	irregular	* Cáliz somero, alterac. apical media, retirada de C y K igualadas, LMN irregulares y giro axial.
c	11	11	29	rad-giro	4 adosad	total 1/2	bajo	abierto 1/2	
LP1-8-8 a	5.7	6.5	22	fascic	no	total	alto	cerrado	
b	8	9.3	25	fascic	no	total	alto	cerrado	* Cáliz medio, alterac. apical alta, retirada de C algo anterior a K, un offset en el caliz con alterac apical.
c	11	11	29	radial	1 adosad	total 1/2	alto	cerrado	
d	12.5	13	31	radial	2 adosad	total 1/2	alto	cerrado	
LP2-9-50 a	7	7	20	fascic	no	total	alto	cerrado	
b	8.5	8.5	22	fasc-rad	10 dobles	total 1/2	alto	cerrado	* Cáliz medio, alterac. apical alta, retirada de C algo anterior a K, estructuras muy engrosadas.
c	11	11	22	radial	Todos	entrecort	alto	abierto 1/2	
d	12.5	13	22	radial	Todos	abierto	medio	abierto	
LP2-9-19 a	7.5	6	20	fascic	no	total	alto	cerrado	
b	9.5	8.5	22	fasc-rad	2 dobles	total 1/2	medio	abierto 1/2	* Cáliz medio, alterac. apical alta, retirada de C algo anterior a K, estructuras engrosadas.
c	10	10	23	radial	17 dobles	entrecort	medio	abierto	
d	10	10	23	caliz	Todos	abierto	ausente	caliz	
LP2-8-88 a	4.5	4.5	21	fascic	no	total	medio	cerrado	
b	8	8	25	fascic	1 adosad	total	alto	cerrado	* Cáliz somero o inexistente, alterac. apical leve, retirada no observable, fósulas marcadas.
c	12	12	30	fasc-pinn	1 adosad	entrecort	alto	cerrado	
LP2-10-29 a	6.5	6.5	23	fasc-pinn	no	total	alto	cerrado	
b	8.5	8.5	27	fasc-pinn	no	irregul t	medio	abierto 1/2	* Cáliz somero o inexistente, retirada no observable, fósula cardinal muy marcada.
c	12	12	30	fasc-pinn	no?	irregul t	medio	abierto 1/2	
MO4-3 a	4.5	4.5	17	fascic	no	total	alto	cerrado	
b	9	8	25	fasc-pinn	no	total	medio	cerrado	* Cáliz prof., alterac. apical alta, retirada de C algo anterior a K, fósulas algo marcadas.
c	11	11	26	caliz	18 dobles	abierto	ausente	caliz	
MO4-4 a	4.5	4.5	19	fascic	no	total	alto	cerrado	
b	9	9	27	fasc-pinn	no	total	medio	cerrado	* Cáliz prof., alterac. apical alta, buen desarrollo de carenas, retirada?
MO4-2	5	6.5	19	fascic	no	total	alto	cerrado	* Alterac. apical alta.
MO4-1	7	7	24	fasc-pinn	no	total	ausente	cerrado	* Fósulas algo marcadas. Sólo diedro.
SSE-18-101 a	3.6	3.6	15	fascic	no	total	alto	cerrado	
b	5.5	5.5	21	fascic	5 adosad	total	alto	cerrado	
c	8	8	26	fasc-rad	no	total	alto	cerrado	* Cáliz muy prof., alterac. apical media, gran desarrollo fibroso, retirada de C claramente anterior a K.
d	11	9	27	fasc-rad	6 adosad	total	alto	caliz	
SSE-18-65 a	3.5	3.5	12	fascic	no	total	alto	cerrado	
b	5.7	5.7	20	fascic	no	total	medio	cerrado	* Cáliz inexistente, alterac. apical leve, escaso desarrollo fibroso, algo de giro axial, retirada de C a la par que K.
c	6.7	6.7	20	radial	12 dobles	total	ausente	cerrado	
d	7.3	7.3	20	radial	todos	total 1/2	ausente	abierto 1/2	
SSE-18-113 a	7	7	19	radial	7 adosad	total	ausente	abierto	

Capítulo VI-I

Grupo de *Rotiphyllum*

*I-1) Introducción -

Las formas que describiremos en este epígrafe corresponden a las clásicamente asociadas al grupo de *Rotiphyllum omaliusi*, principalmente en el sentido de HUDSON (1942a), grupo que posteriormente dio lugar a la creación de la familia Antiphyllidae para incluir éstas y otras formas similares del Carbonífero-Pérmico.

Este tipo de morfologías son bastante comunes, principalmente en el Carbonífero inferior, y la descripción de especies asociadas y de discusiones sobre su interrelación, es algo más abundante de lo normal respecto a resto de los grupos.

Las formas menos diferenciadas son las más cercanas a la especie que da nombre al grupo, *R. omaliusi*. Sin duda tales formas son cercanas también a *Zaphrentites*.

El cambio de estas formas menos diferenciadas, respecto a *Zaphrentites*, consiste en la polarización del cáliz, con un cardinal siempre localizado en la región convexa. Esto provoca un cambio de la disposición, que varía de pinnada típica en *Zaphrentites*, a antipinnado-fascicular. A esto se asocia un mayor desarrollo del septo K. En esta polarización no se pierden las fósulas, e incluso es corriente, debido al carácter fascicular del antipinnamiento, que aparezca una pseudofósula antípoda.

Como es propio de un cardinal sobre la región convexa, la retirada de este septo sucede tardíamente, cuando menos tan tardíamente como en *Zaphrentites delanuoai*, que es la especie de dicho género más cercana a *R. omaliusi* (únicamente se diferencian en la curvatura convexa o cóncava respectivamente, de los metaseptos respecto a C).

Por otro lado CARRUTHERS (1908) al describir dos nuevas variedades de *R. omaliusi* (las que posteriormente se conocen como especies separadas, *R. densum* y *R. ambiguum*) ya indica dos líneas de diferenciación observables incluso en formas primitivas. Este autor sostiene que estas formas estarían íntimamente relacionadas con los corales "Densiphyllidos" típicos del Viseense medio y superior de las Islas Británicas. Entre tales densiphyllidos se encuentra el material que sirvió posteriormente para la definición de *Rotiphyllum*.

Las tendencias que relacionan dichas morfologías son:

- A)-Pérdida de las fósulas alares y estrechamiento de la fósula cardinal con la consiguiente tendencia a una disposición radial.
- B)-La radialidad, cuando es antipinnada puede conllevar la apertura de los huecos periantípodas y la formación de una pseudofósula ("pseudo"ya que no afecta al tabulario).
- C)-Desarrollo de una apertura axial, llamada por autores anteriores "estereocolumnilla"¹ y que nosotros denominaremos zona axial masiva.
- D)-Ausencia o muy escaso desarrollo de los septos menores, que sólo aparecerán en el cáliz, como meras crestas septales.
- E)-En relación también con el marginario las bases septales pueden mostrar una tendencia al engrosamiento.
- F)-El tabulario consiste en tábulas concéntricas cónicas, forma relacionada con la radialidad y

¹ El término estereocolumnilla nos parece incorrecto, ya que parece indicar una columnilla de origen estereoplásmico. Sin embargo dicha región no es jamás una columnilla, ya que su sentido de crecimiento en centrípeto y nunca da lugar a una prominencia calicular si no más bien a una suave depresión. El término además engloba organizaciones muy diferentes que pueden ser confundidas debido a la indefinición de los finales septales en esta región y su aparente fusión. Para aclarar la estructura siempre hay que recurrir a criterios y observaciones de tipo microestructural. de este modo, en lugar de estereocolumnilla proponemos el término alternativo de zona axial masiva.

la desaparición de las fósulas. Dichas tábulas están fuertemente inclinadas hacia la periferia.

La morfología amplexoide relacionada con una apertura axial más o menos regular es un carácter diagnóstico del género *Bradyphyllum*. Dada la gran variabilidad en el desarrollo axial de los ejemplares estudiados en esta tesis y la ausencia entre ellos de una disposición amplexoide, no utilizaremos *Bradyphyllum*, restringiéndonos en todas nuestras formas a *Rotiphyllum*.

*En concreto dividiremos las tipologías de la región axial masiva del siguiente modo:

-A) Ejes cerrados con LMN en contacto, pueden ser masivos, pero si están adelgazados y dejan cavidades tabulares entre sus finales, los llamaremos celulares, ya que en el pasado esta característica sirvió para la definición del género *Centrocellulosum* THOMSON, 1883.

-B) Ejes abiertos (los mesoplasmas no llegan al eje). El desarrollo de los ejes abiertos puede ser simétrico o asimétrico, según sea simétrica o asimétrica la disposición septal general. En los casos de mayor simetría, estas aperturas pueden quedar huecas, dando lugar a un tubo axial. Dicho tubo nunca alcanza un gran desarrollo y puede ser intermitente, por tanto no llega a ser un verdadero aulos.

*En cuanto a las bases septales y el marginario dividiremos también las tipologías del siguiente modo:

-A) Bases septales con contactos netos o suturados. Dicho contacto puede ser clavado si está profundamente inmerso en la muralla o ser plano o irregular si el contacto es de esas características y está poco o nada inmerso en la estructura mural. Las bases septales de contacto plano pueden estar engrosadas, pero su estructura es diferente de la de las bases engrosadas de tipo B o continuas. Dado que dan lugar a septos que se afinan hacia el eje, los llamaremos septos acunados y bases septales triangulares.

-B) Bases septales sin contactos netos. El tejido de la muralla es continuo y ondulado. Cuando las ondulaciones son suficientemente intensas forman por sí mismas la base septal². En dichas bases el mesoplasma tiende a desaparecer o a entrecortarse. El resultado es una base septal engrosada pero con tendencia a tener un contorno más lanceolado que triangular. Si el proceso de ondulación llega a ser más intenso todo el septo puede quedar afectado, dando lugar a lo que denominamos septo nodoso (lám. XXVI-8). En ambos casos la muralla, que es de naturaleza lamelar simple, puede dar lugar a la formación de láminas separadas y a fenómenos de rejuvenecimiento periféricos.

El gráfico circular adjunto (fig. 90) representa algunas de las relaciones laterales que consideramos más importantes, de los diferentes grupos dentro del género:

- Respecto a la disposición septal: formas pinnadas más cerca del centro, formas radiales, más lejos.

- Respecto a las bases septales: las de contacto neto en el hemisferio superior y las bases septales de tipología continua abajo.

- Y respecto a la simetría-asimetría de las aperturas: diremos que el lado izquierdo de dicha horizontal se corresponde con la máxima simetría y el lado derecho con las aperturas asimétricas.

Finalmente y en lo que concierne a las relaciones internas de los ejemplares que incluimos en este grupo con otros grupos descritos en esta Tesis, las mismas afectan no sólo a *Zaphrentites* sino también a *Saleelasma*, de tal modo que incluso respecto a este último caso existe un grupo de ejemplares que consideramos formas intermedias.

Este tipo de bases septales fue descrito por FEDOROWSKI & SANDO, 1989, como "foundation septa" algo así como gérmenes septales.

Además la relación también puede establecerse con el género nuevo *Duplostella*. En concreto, en lo que se refiere a las formas más radiales con desarrollo asimétrico, algo de giro y con una fósula cardinal acunada que penetra en la región axial. Dentro de *Duplostella* llega a aparecer también un hueco axial, aunque la apertura está en general mucho menos desarrollada.

Duplostella, a pesar de tener una organización aparentemente rotiphyllida, alcanza a su vez un gran desarrollo de septos menores contratingentes, los septos no muestran engrosamientos basales y los mesoplasmas se caracterizan, como en el caso de *Soschkineophyllum? rodriguezi*, por tener un desarrollo aserrado bastante notable.

A nivel específico, han sido descritas al menos 12 especies claramente diferenciables dentro de *Rotiphyllum* de las que únicamente dos provienen del Carbonífero superior (ver cuadro), siendo el resto de edad Tournaisiense-Viseense.

Dado que tales especies, si bien no son idénticas a los grupos diferenciados por nosotros, cubren también la variabilidad observada en nuestro material serán utilizadas en la clasificación. Si tales especies son las que realmente corresponden a los grupos diferenciados en esta Tesis, sólo podrá ser confirmado, como en otros casos, mediante el estudio comparativo del material tipo.

*I-2) *Rotiphyllum* HUDSON, 1942a

-Especie tipo: *Densiphyllum rushianum* VAUGHAN, 1908, definida en el Viseense medio superior de Rush en Dublín.

-Sinonimia: Dentro del género quedan incluidas las especies descritas en el cuadro adjunto, excepto las pertenecientes a los géneros *Trochophyllum* y *Bradyphyllum*.

-Diagnosis: "Corales pequeños, solitarios, cornutos, con la fósula sobre el lado convexo; septos mayores dilatados, con engrosamientos en su tercio basal, unidos axialmente para formar una densa estructura axial; septo antípoda más largo que otros y cardinal que puede estar algo retirado de la estructura axial, hasta la cual puede penetrar una fósula cardinal alargada que se estrecha hacia el eje; fósulas alares no desarrolladas; septos menores cortos; bases septales dilatadas y en contacto, formando una estrecha estereozona; tábulas cónicas; sin disepimientos" (traducido de HILL, 1981, p. F312).

-Comentario: Sin duda todo el grupo de *Rotiphyllum* se caracteriza por la dificultad de su subdivisión específica, ya que son corrientes formas intermedias, sean cuales sean los criterios o caracteres de subdivisión que hallamos elegido. Así algunas separaciones entre especies pueden ser consideradas algo arbitrarias.

* I-2-1) *Rotiphyllum* sp., aff. *omalusi* MILNE EDWARDS & HAIME, 1851

-Comentario: los pocos ejemplares que podemos relacionar con la especie central del grupo de *Rotiphyllum* están íntimamente relacionados con *Zaphrentites* y también con formas poco diferenciadas, relacionables con el género *Saleelasma* (ver *Saleelasma alta* sp. nov. y también *Rotiphyllum? saleelasmiforme* sp. nov). Así el valor taxonómico real de este conjunto es escaso, resultando quizás lo más significativo, la escasez de representantes de este morfotipo, que en edades anteriores es claramente el más abundante (ver VUILLEMIN, 1986).

***2-1-1) Material.-**

Cinco ejemplares, todos ellos de SSE (SSE/15-13, 14, 19, 27 y SSE/18-57). Sin estudio de láminas ultrafinas, aunque sí cortes seriados.

***2-1-2) Forma externa (fig. 91).-**

Ejemplares todos ellos ceratoides, aunque de pequeño tamaño y escasa curvatura. SSE/15-13 alcanza los 20mm de longitud, mientras que SSE/15-14 y 18-57 no alcanzan los 15mm (los otros dos ejemplares están incluidos en la roca).

Los cálices son profundos (1/3 a 1/2 de la longitud total) y horizontales. La muralla externa es ligeramente ondulada y no se observan fenómenos de adaptación al sustrato.

***2-1-3) Morfología interna (fig. 89-4 y lám. XXIV-1 a 3) .-**

Los datos de diámetro, fórmula septal y número septal son los siguientes:

-SSE/15-14: 1ª, 4,5mm, 4-3/3-3 (19); 3ª, 6,5mm, 5-5/3-3 (22). **Fig. 89-4 y Lám. XXIV-2.**

-SSE/15-27: 1ª, 2,8mm, 3-2/2-2 (15); 2ª, 6,2mm, 4-4/4-4 (22). **Lám. XXIV-1.**

-SSE/18-57: 1ª, 4,5mm, 4-3/3-3 (19); 3ª, 9,3mm, 6-4/4-4 (24).

-SSE/15-19: 7,5mm, ¿fórmula? (radial, 24). **Lám. XIV-3.**

-SSE/15-13 : 8mm, 5-6/4-3 (24).

Los tres primeros ejemplares tienen una morfología en la base del cáliz un tanto ambigua en cuanto a la curvatura de los septos respecto a la fósula cardinal.

El pinnamiento a pesar de ser evidente está más amortiguado que en las formas típicas y no hay formación de pseudofósula K. Esta tendencia a la radialidad queda de manifiesto en los otros dos ejemplares, SSE/15-9 y 13, ambos radiales, e incluso, en el caso de 15-19, con región axial ligeramente celular.

Las bases septales de todos estos ejemplares son claramente clavadas, el mesoplasma, una LMN muy nítida y el estereoplasma de naturaleza lamelar paralela, sin desarrollo de capa fibrosa externa.

Las tábulas, que están bien representadas en 4 de los 5 ejemplares, parecen típicas del género, casi completas a excepción de la depresión cardinal.

***2-1-4) Discusión (posición central en el diagrama de la fig. 90).-**

La morfología algo ambigua, incluso de los ejemplares más pinnados, provoca que la clasificación en la especie esencialmente Tournaisiense superior, *R. omaliusi*, deba ser cuestionada.

Por un lado no incluir estas formas en *Zaphrentites* se debe a que la relación entre ellos y con los ejemplares más cercanos en sus afloramientos, hace pensar más bien en *Rotiphyllum*.

Por otro lado también podríamos utilizar especies algo más derivadas como son *R. thomsoni* o incluso *R. granulatum* para los ejemplares más radiales (para ambas formas ver HUDSON & FOX, 1943), sin embargo la ausencia de pseudofósula K, hace igualmente incierta esta clasificación y obligaría una vez más al *affinis*.

La posibilidad, microestructuralmente hablando, de *Zaphrentites*, se circunscribe a aquellos *Zaphrentites* más cercanos a *Ufimia cerezoi* que también tiene bases septales clavadas y una microestructura lamelar similar.

Sin embargo, si es cierta la sucesión de los ejemplares desde formas más pinnadas como SSE/15-27 hasta formas más radiales como 15-19 o 15-13, e incluso con las formas más pinnadas del resto de los grupos específicos diferenciados dentro de *Rotiphyllum*, está claro que la elección de este género es la correcta.

A pesar de todo resulta bastante chocante que la forma más primitiva aparezca en los niveles estratigráficos que podrían ser más altos (SSE frente a los Santos).

La explicación que en principio resulta más convincente es que los citados ejemplares pertenecen al plexo de *Rotiphyllum* de SSE (que alcanza una mayor diversidad que en la cuenca de los Santos), en el que constituyen formas primitivas indiferenciadas relacionables por igual con cualquiera de los grupos derivados distinguibles, ya sea *R. aff. rushianum*, *R. sp. aff. charlestonense* o *R. ? saleelasmiforme*.

Así pues, estos ejemplares morfológicamente similares a la especie *R. omaliusi* quedan más correctamente clasificados como *Rotiphyllum* sp. señalando además su posible relación con *R. omaliusi* mediante un *affinis*.

* I-2-2) *Rotiphyllum* aff. *rushianum* VAUGHAN, 1908

-*Sinonimia*: La mayoría de los ejemplares provenientes de Los Santos (principalmente aquellos de las Pilitas) fueron clasificados, RODRÍGUEZ Y FALCES, 1992, como *Rotiphyllum rushianum*, sin el *affinis* ahora incluido.

-*Comentario*: Dada la falta de diagnosis de la especie en trabajos más modernos hemos optado por proponer, según nuestros datos y observaciones una diagnosis alternativa basada en los caracteres que interpretamos como derivados (estructura interna de la región axial, simetría-asimetría de la disposición septal y estructura y relación de las bases septales y la muralla externa). En cualquier caso el *affinis* se refiere principalmente a la diferencia existente en cuanto a la densidad septal, claramente más baja en el conjunto estudiado por nosotros, que en los conjuntos originales provenientes del Viseense medio-superior de Rylstone (ver HUDSON, 1944b) y en el grado de incertidumbre existente respecto a otros rasgos poco o mal descritos en la bibliografía y que nosotros consideramos diagnósticos.

Diagnosis modificada: "*Rotiphyllum*" caracterizado por poseer bases septales lamelares y continuas, con un desarrollo de septos nodosos bastante acusado. Tamaño medio dentro del género (entre 9 y 10 mm de diámetro máximo) con un número septal alrededor de 26 SM. Cuando las bases septales continuas están completamente desarrolladas, las LMN quedan entrecortadas o desaparecen. El mesoplasma del resto del septo es una LMN que llega hasta el eje. El Estereoplasma es lamelar paralelo (escaso desarrollo de una capa fibrosa externa) y la muralla externa suele ser ondulada y de estructura interna simple (lamelar paralela), con tendencia a formar láminas y posibles fenómenos de rejuvenecimiento periférico.

* 2-2-1) *Material*.-

33 ejemplares, que constituyen el grupo más numeroso dentro del conjunto de *Rotiphyllum*. De ellos, 14 pertenecen a la Cuenca de los Santos y los 19 restantes provienen de Guadiato, principalmente de la Sierra

de la Estrella (sólo 3 del Couce). Los ejemplares son los siguientes:

En los Santos: LAIII/4-4 (único ejemplar de la unidad 4), LP1/7-31, LP2/8-3, 13, 37, 80, 105, LP2/9-16, 18, LP2/10-3, 8, 42, MO2-1 y 15.

En Guadiato: COU2-21, 11, 4, SSE/13-8, SSE/14'-28, SSE/14"-6, 11, 12, SSE/15-15, 17, 30, SSE/18-27, 49, 59, 60, 63, 76, 77 y 78.

Se observa en esta distribución que *Rotiphyllum rushianum* prácticamente está ausente

de las unidades 3 y 4 de la Cuenca de Los Santos. Del mismo modo formas típicas de esta especie también están ausentes en el nivel 10 de la Sierra de la Estrella. En este nivel, sin embargo son más comunes otros *Rotiphyllidos* similares, pero más pequeños y con apertura axial, con los que definiremos la especie *Rotiphyllum trochophylloides*.

El estudio de la ontogenia no se ha realizado con tanto detalle como en otros grupos taxonómicos y parte de los ejemplares, han sido estudiados con un sólo corte en lámina decelgada; esto especialmente afecta a los ejemplares de Los Santos.

* 2-2-2) **Forma externa** (fig. 90).-

La forma externa de los ejemplares típicos de este grupo está mejor representada por las formas de los Santos, en concreto por los ejemplares de Las Pilitas, ya que en muchos otros casos los ejemplares están incluidos en la roca.

La forma es cornuta, es decir, ceratoide (ángulo apical bajo) y con una línea de crecimiento bastante regular. La longitud máxima no supera los 30 mm, por diámetros máximos no superiores a 11mm. Además la muralla externa es ondulada (carácter siempre más marcado en aquellos ejemplares con la muralla más fina y también en las regiones más apicales del coral).

Los cálices son en general moderadamente profundos respecto a la sección de la base calicular, que es aquella en donde comienza la retirada septal. Sin embargo, debido a la forma del tabulario (fuertemente inclinado hacia la periferia), la parte mural de los interseptos del coral es claramente más profunda. La forma pues del cáliz es la de un cono invertido.

Cuando los ejemplares verifican una apertura axial, caso poco corriente en este grupo pero más común e incluso característico en otras, el cono invertido presentará una suave depresión de escasa profundidad en su región central (la forma coincide en cierto modo con la reconstrucción realizada por FEDOROWSKI & SANDO, 1989, pg. 32, fig.10, respecto a *Trocophyllum*).

Como se observa, la forma externa es similar a la de *Cyathaxonia rushiana* aunque con un tamaño mayor y una curvatura peor definida. Además en un 30% de los casos se observan fenómenos de rejuvenecimiento más o menos intensos y también fenómenos de adaptación al sustrato, ambos más comunes en los ejemplares de SSE, con una mayor variación en la forma, que en los de los Santos, de trazado más regular.

Excepciones a la regla trocoide son los ejemplares de LP, LP2/8-105 y LP2/10-42 (ver fig 91). Ambos son cilíndricos y a su vez ambos poseen una colonia de tabulados adosada a la muralla externa. La gran diferencia es su tamaño, así LP2/8-105 no supera los 9 o 9,5 mm de diámetro máximo, mientras que LP2/10-42 alcanza los 17mm (aunque en realidad 2/5 de dicho diámetro son de muralla externa).

Esta diferencia en tamaño de las dos formas cilíndricas afecta a la colonia de tabulados adosada, ya que en el caso de LP2/10-42 la colonia corresponde a una "michelinia" típica, mientras que en el caso de LP2/8-105, ejemplar de menor tamaño, la colonia no puede ser de una tabulado tan grande y en su lugar aparece una colonia similar pero de otro tipo, quizás perteneciente a algún género indeterminado de "aulopórido".

Este no es el primer caso de una asociación similar entre un *Rotiphyllum* cilíndrico y una colonia de tabulados. Un caso similar fue citado por HUDSON (1943b) en su trabajo sobre las estructuras gerónicas en *Rotiphyllum costatum*. A pesar de todo este autor sólo cita la asociación pero ni la figura ni la estudia con un mínimo de detalle, con lo que de momento no parece adecuado aventurar explicaciones o relaciones muy generales entre el hábito del coral y la colonia asociada.

Sin embargo la aparición de dos únicos ejemplares cilíndricos con tamaños tan diferentes,

una misma morfología, un esquema microestructural similar (ambos ejemplares además están estudiados con LU y MEB) y pertenecientes al mismo afloramiento, parece indicarnos que dicha variación es intraespecífica. Así, el ejemplar de menor tamaño, podría corresponder a uno que desarrolló el hábito cilíndrico en un estadio aún inmaduro, mientras que LP2/10-42 se desarrolló cilíndricamente a partir ya del estadio adulto (con 10 mm de diámetro) y principalmente su crecimiento fue mural (la muralla de este ejemplar, es, aunque laminar, más compleja que la de LP2/8-105).

***2-2-3) Morfología interna** (figs. 85, 86 y 87, lám. XXIV).-

***2-2-3-1 Introducción.**-

En general, y como viene expresado en la diagnóstico del género, las morfologías observadas en este grupo son claramente radiales, excepto unos pocos ejemplares algo más primitivos y por tanto pinnados (subgrupo A).

La radialidad del aparato septal tiene un desarrollo ligeramente antipinnado e irregular, de modo que es corriente observar una ligera tendencia al giro axial.

La única fósula observable, y no siempre, es la cardinal. Típicamente esta fósula es alargada y se estrecha y penetra en la región axial masiva. El septo cardinal, que es tan largo como los adyacentes, pero quizás algo más delgado, atraviesa típicamente en diagonal dicha fósula.

La mayor parte de los casos en los que se observa giro axial o asimetría, el septo C se dispone en dicha posición diagonal, indicando que ambas características son correlacionables (lo mismo sucede en *Duplostella fedorowskii* o en *Amplexizaphrentis? hispanica*).

El septo antípoda, como es propio de una disposición antipinnada, es casi siempre algo más marcado y grueso que los adyacentes.

Con excepción del septo K, en general las longitudes septales no muestran diferenciación muy marcada. En las partes más adultas del eje, las láminas medias de los ejemplares más derivados y con tendencia a la apertura, están peor definidas y los finales septales sólo quedan señalados parcialmente en uno de los laterales del septo, mientras que el estereoplasma de la otra parte se funde con el estereoplasma axial.

Las tábulas, en general escasas, cuando se desarrollan son suavemente abombadas y están fuertemente inclinadas hacia la periferia.

Este tabulario, cuando está bien desarrollado se correlaciona con un menor grosor en las estructuras y /o un mayor desarrollo vertical (para uno y otro caso ver secciones de MO2-1 o LP2/10-42 respectivamente).

Figura 85.- Morfología interna en el plexo de *Rotiphyllum*.-

1a-c.- LP2/8-105 (*R. aff. rushianum*), ejemplar cilíndrico con el desarrollo adosado de una colonia de corales tabulados en su lateral. 1b, es un esquema microestructural mostrando la estructura interna de los septos nodosos y de la muralla externa laminar simple.

2.- Detalle microestructural del ejemplar SSE/14"-14 (*R. costatum*), mostrando el mayor número de diferencias microestructurales con el anterior.

*** *Rotiphyllum* aff. *rushianum*:**

1a-c.- LP2/8-105. 3.- MO2-15. 4a-c.- SSE/18-27. 5.- LP2/9-16.
6.- LP2/8-3. 7a-b.- SSE/18-49.

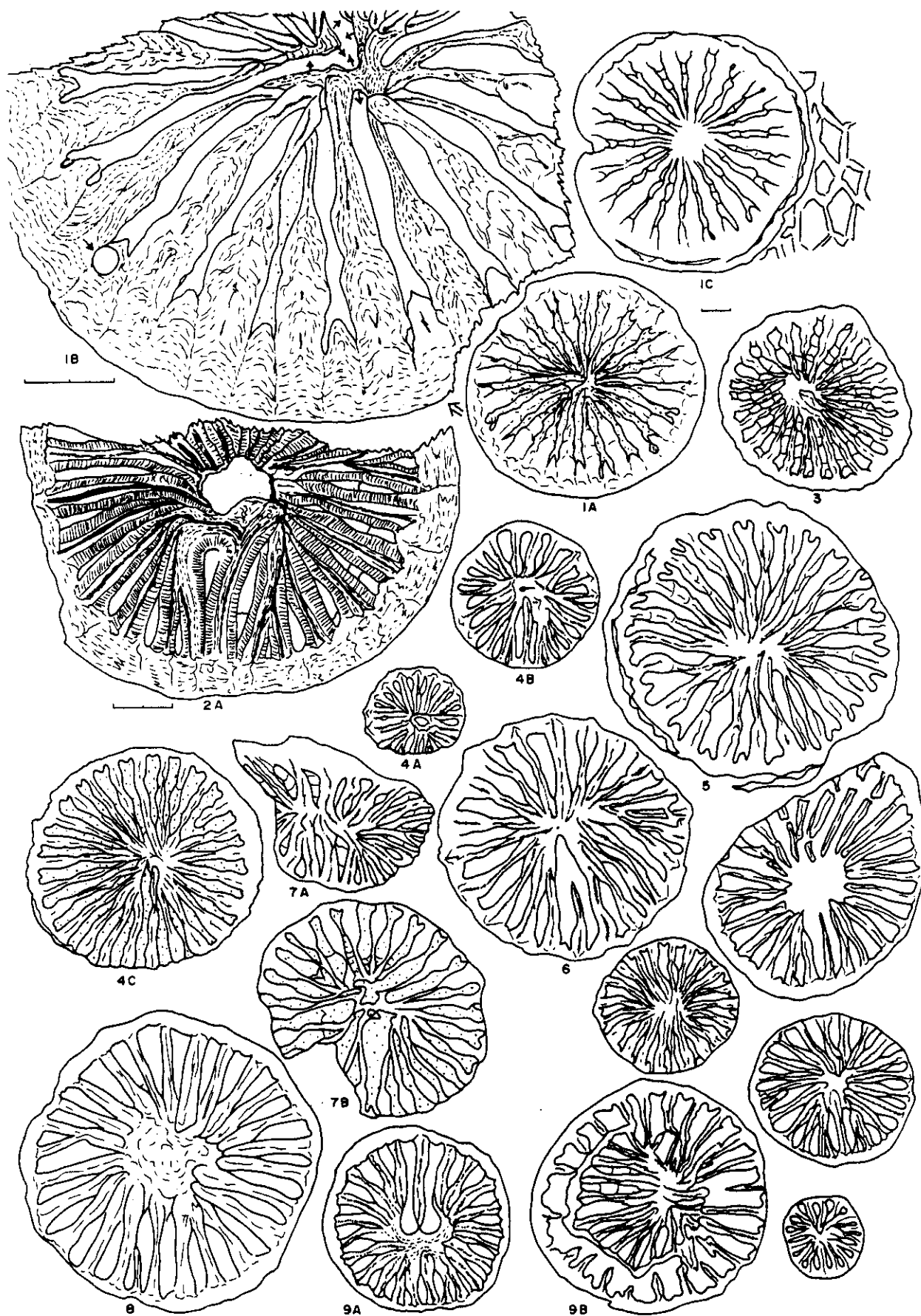
*** *Rotiphyllum* aff. *charlestonense*:**

8.- LP2/9-80. 9a-b.- SSE/15-4. 10a-c.- LAI-101.

*** *Rotiphyllum trochophylloides*:**

11.- SSE/15-16.

Las divisiones de las escalas son de 0.5 mm.



A continuación exponemos los datos de diámetro, fórmula septal y número septal, de todos los ejemplares incluidos en el grupo. Estos ejemplares han sido divididos en tres grupos que iremos comentando a medida que exponamos cada listado:

***2-2-3-2) Grupo A. formas pinnadas:**

- LP2/8-37: 8,5mm, 5-5/4-3 (23).
- LP2/8-3: 9,5mm, 4-5/3-3 (21). **Fig. 85-6.**
- LP2/8-13: 10,5mm, 5-6/4-3 (24).
- SSE/14"-11: 8,5mm, 5-6/4-4 (25).
- SSE/18-76: 7,7mm, 5-5/4-4 (24).

Este subgrupo está caracterizado por conservar una disposición septal más pinnada, cercana a las formas indiferenciadas de *R. sp.*, aff *omalusi*, con fósula discernible, en la que incluso el septo cardinal llega a tener una retirada algo más rápida que en el resto de los ejemplares. Las bases septales que hemos denominado continuas, acompañadas de engrosamientos más o menos homogéneos, no aparecen hasta la misma base del cáliz, al igual que las crestas correspondientes a los septos menores. Hasta dicha base los septos mantienen contactos netos con la muralla, tanto irregulares como ligeramente clavados en la misma.

Los cinco ejemplares muestran la siguiente gradación en el desarrollo de los caracteres considerados derivados, como las bases septales continuas o la radialidad:

Respecto a la radialidad y de menor a mayor: 8-3, 8-37, 18-76, 8-13 y 14"-11.

Respecto a la densidad septal: 8-3, 8-37=8-13=18-76 y 14"-11.

Respecto a las bases septales: 8-3, 8-37, 8-13, 18-76, 14"-11.

Esta correlación entre todos los rasgos ya nos indica que las bases septales engrosadas y la radialidad son caracteres derivados. Los valores numéricos de diámetro y número septal indican a su vez que los ejemplares son formas adultas.

***2-2-3-3) Grupo B. formas típicas:**

- LP2/10-3: 8mm, F. ? (20 SM).
- MO2-15: 7,5mm, 5-6/3-4 (24). **Fig. 85-3.**
- LP2/10-8: 8,3mm, 4-5/4-3 (22).
- LP2/8-80: 9mm, F? (20 SM).
- LP2/8-105: aprox. en las dos el mismo D., 9mm, 4-4/3-3 (20). **Fig. 85-1, lám. XXIV-4.**
- LP2/9-18: 9,5mm, 5-5/3-3 (22).
- LAIII/4-4: 1ª, 1,7mm, 1-2/2-2 (13); 3ª, 8mm, 4-4/4-4 (22).
- MO2-: 10mm, F.? (26 SM).
- LP1/7-3: 10,5mm, F.? (22 SM).
- LP2/9-16: 10,6 mm, 5-4/4-4 (23). **Fig. 85-5.**

- COU2-2: 1ª, 3mm, 2-2/3-2 (15); 2ª, 6mm, 4-3/3-2 (18).
- COU2-1: 9mm, 5-4/3-3 (21).
- SSE/13-8: 8mm, 6-5/4-4 (25).
- SSE/14"-12: 2ª, 6,5mm, 5-4/3-3 (21).
- SSE/14"-6: (peels):?
- SSE/14'-28: 1ª, 2,5mm, 3-2/2-2 (15); 2ª, 6,8mm, 4-4/4-3 (21). **Fig. 86-7.**
- SSE/15-17: 8,5mm, 4-4/4-3 (21).
- SSE/15-30: 1ª, 4mm, 4-5/3-3 (21); 5ª, 11mm, 5-5/5-4 (25). **Fig. 86-8.**
- SSE/18-27: 1ª, 4,7mm, 3-3/3-3 (18); 5ª, 9,5mm, 5-5/5-4 (25). **Fig. 85-4. Lám. XXIV-7.**

- SSE/18-49:1ª, 6mm, 5-4/4-3(22);2ª, 8,5mm, 5-4/4-4 (23). **Fig. 85-7. Lám. XXIV-6.**
- SSE/18-60: D. a 6mm y 8mm, la misma F. 4-4/4-4 (22). **Fig. 86-4. Lám. XXIV-5..**
- SSE/18-77(1 sec., foto): 9,5mm, 5-6/4-3 (24).

Este subgrupo corresponde al núcleo central de *Rotiphyllum* aff. *rushmanum* en nuestros afloramientos. En el gráfico circular adjunto (fig. 90), este conjunto está situado en el eje de mínima apertura axial, esto quiere decir que los mesoplasmas llegan más o menos hasta el mismo eje, aunque es cierto que en muchos casos lo hacen de modo heterogéneo.

***2-2-3-3-1) Zona axial.-**

La heterogeneidad y asimetría en el desarrollo radial del aparato septal es la regla. Cuando las estructuras son algo más delgadas, no sólo aparece un mayor número de tábulas (ver por ejemplo MO2-15, fig. 85-3), sino que también este adelgazamiento acaba afectando a la región axial, formada por la unión heterogénea de algunos finales septales.

El adelgazamiento provoca la aparición de un aspecto celular, aunque éste nunca llega a estar muy desarrollado, pareciendo más bien un fenómeno intraespecífico de escasa transcendencia (ver ejemplares como SSE/18-49, fig 85-7, ó SSE/15-17).

Verdaderas aperturas sólo aparecen en un estadio incipiente y suelen corresponderse con los ejemplares de mayor diámetro (por ejemplo SSE/18-77). En dichos ejemplares son corrientes también aperturas incipientes y esporádicas del mesoplasma.

***2-2-3-3-2) Secciones juveniles.-**

Las secciones juveniles observadas no son muy abundantes, pero aún en su escasez muestran ya cierto grado de variabilidad. Así, por ejemplo, en LAIII/4-4 la sección a 1,7mm y con 13 SM, es ya bastante radial, mientras que en SSE/14'-28 (fig. 86-7), a 2,5mm y 15 SM, es más pinnado.

***2-2-3-3-3) Densidad, simetría y forma septal.-**

Las fórmulas septales observadas en la región calicular muestran gran irregularidad y asimetría. Sin embargo, para la baja densidad septal observada (no se superan los 26 SM para diámetros de hasta 11mm, siendo lo más normal valores de entre 22 y 24 SM), es notable el desarrollo de los cuadrantes cardinales, que quedan bastante igualados con los antípodas (entre 4 y 5 metaseptos en ambos casos).

La falta de aceleración en la inserción de los cuadrantes antípodas es un efecto más de la organización radial frente a la pinnada. Así el grupo A, posee claramente una mayor aceleración, como puede comprobarse con la comparación de las fórmulas.

Aunque el desarrollo septal es asimétrico y heterogéneo, las longitudes septales no muestran más que ligeras variaciones en sus longitudes relativas (excepción hecha del septo antípoda).

La forma septal, además de más o menos nodosa, nunca llega a ser ropaloide, sino muy al contrario, lo normal es que se afine hacia la región axial.

***2-2-3-3-4) Marginario.-**

A partir de un contacto neto o suturado con la muralla, típico en las secciones juveniles y por tanto considerado rasgo primitivo (igualmente, en la especie más primitiva *R. omaliusi*, las bases son netas y claramente clavadas, ver WEYER, 1994, pg. 54 y 55) la muralla externa comienza a formar una estructuración ondulada de su tejido lamelar. Esta ondulación acaba

siendo tan marcada que sustituye poco a poco a la base septal normal. De este modo la lámina media tiende a desaparecer y la estructura interna de la base es cupolada (ver Fotografías del MEB del ejemplar LP2/8-105, lám. XXVI-8, y el dibujo de reconstrucción sobre su microestructura, fig. 85-1). La forma final resultante es la base septal engrosada a la que ya nos hemos referido.

En muchas ocasiones este proceso no se detiene en la base septal sino que gran parte del septo se ve afectado, aunque siempre de un modo heterogéneo. Esto es lo que podríamos llamar un septo nodoso. Paralelamente al desarrollo de septos nodosos y como una continuación ontogénica del proceso de ondulación microestructural del tejido lamelar, tienen lugar en la muralla externa fenómenos de rejuvenecimiento periférico (ver ejemplar SSE/18-60, fig. 86-4), que consisten en la separación en láminas del tejido lamelar ondulado de la muralla externa.

Estas láminas alcanzan su mayor desarrollo en los ejemplares cilíndricos como LP2/8-105. A pesar de todo y como veremos para el grupo siguiente, la estructura de las láminas lamelares se puede complicar notablemente (ver ejemplar LP2/10-42, del grupo C).

***2-2-3-3-5) Microestructura.-**

Como es obvio, la microestructura que constituye el componente principal de este conjunto, es la lamelar, formada por lamelas principalmente grandes y onduladas, entre las que no abundan las organizaciones en diedro.

Los mesoplasmas en A y B, que corresponden a formas cerradas axialmente, son LMN completas. Las aperturas incipientes de dichas LMN coinciden con aquellos ejemplares ligeramente abiertos como SSE/18-77, mostrando así claramente un paso gradual al grupo C y a las demás especies cercanas (ver cuadro circular). Lo que es más corriente es la desaparición del mesoplasma en la conformación de la nodosidad. Así las sucesivas cúpulas lamelares sólo dan lugar a LMN cuando son suficientemente largas, como por ejemplo en los extremos distales de los septos.

A pesar de que la microestructura principal del estereoplasma es lamelar, también puede desarrollarse la capa fibronormal externa, principalmente en aquellos ejemplares que alcanzan un mayor tamaño.

***2-2-3-4) Grupo C, formas con apertura axial.-**

-LP2/10-42: 4ª, 17mm, 5-5/4-4 (24). **Fig. 87-1. Lám XXIV-10. Lám. XXVI-6 y 7.**

-COU2-4: 2ª, 8mm, 4-4/3-3 (20). **Fig. 86-6. Lám. XXIV-9.**

-SSE/15-15: 8mm; 4-4/4-4 (22).

-SSE/18-63: 1ª, 4mm, F. ?(16SM); 5ª, 8mm, 6-5/3-4 (24). **Fig. 86-2. Lám. XXIV-8.**

-SSE/18-59: 1ª, 5mm, 5-5/3-4 (23); 4ª, 8mm, 6-5/3-4 (24). **Fig. 86-3.**

-SSE/18-78 (incompleto): 9mm; F. ? (25?SM).

Figura 86.- Morfología interna en el plexo de *Rotiphyllum*.-

*** *Rotiphyllum* aff. *rushmanum*:**

2a-b.- SSE/18-63. 3.- SSE/18-59. 4a-b.- SSE/18-60. 5.- COU2-12.

6.- COU2-4. 7a-b.- SSE/14'-28. 8a-b.- SSE/15'-30.

*** *Rotiphyllum* *trochophylloides*:**

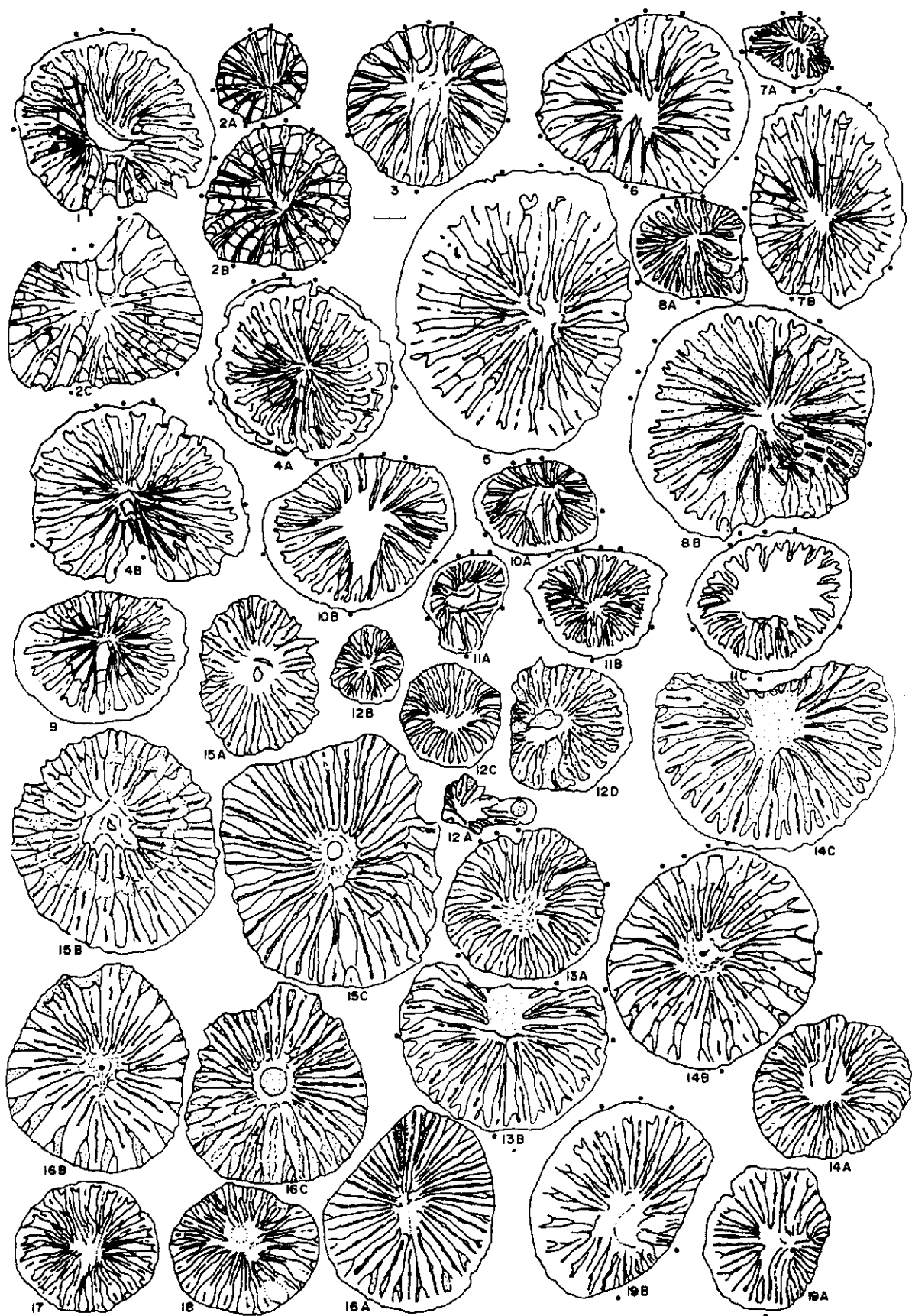
1.- SSE/14"-10. 9.- SSE/10-39. 10a-b.- SSE/10-66. 11a-c.- SSE/14"-8.

12a-d.- SSE/14"-7. 13a-b.- SSE/10-54. 14a-b.- SSE/10-34 (holotipo).

15a-c.- ADF/5-2. 16a-c.- SSE/10-36. 17.- SSE/15-18.

18.- SSE/15-20. 19a-b.- SSE/10-46.

La escala es la misma para todos los ejemplares: 1 mm.



Este grupo en realidad es algo heterogéneo y sólo queda caracterizado en conjunto por la verificación de aperturas axiales más claramente establecidas que en el grupo B anterior. Esta característica se correlaciona con un mayor desarrollo de las aperturas en el mesoplasma septal, la indefinición de los finales axiales de cada septo y un menor desarrollo de la nodosidad, de modo que sólo llegan a observarse bases septales engrosadas y no, septos claramente nodosos como en B.

Respecto a la microestructura, las aperturas de los mesoplasmas observadas llegan a ser vermiformes y nunca alcanzan gran radio. Por lo demás se mantiene un estereoplasma lamelar, aunque son más corrientes las láminas de elementos tridentes que corresponden a las líneas de crecimiento observables en lámina convencional. En la región externa del septo tales elementos tridentes tienen una mayor proliferación, conformando una capa fibronormal externa similar a la descrita en el grupo anterior.

Un caso especial dentro del conjunto lo constituye LP2/10-42, principalmente por el desarrollo cilíndrico y el gran aumento en el grosor de la muralla externa que hace aumentar su diámetro hasta los 17mm (7 de ellos corresponden a esta estructura), distorsionando así los valores típicos de densidad septal observada.

Por otro lado, aunque la muralla es laminar al igual que en el caso de LP2/8-105, las láminas sólo son simples en la región interna, más cercana a las bases septales. Sin embargo la estructura de las láminas de la región externa no es simple, verificándose la aparición de regiones complejas organizadas zig-zag de radio amplio (ver L.U. de LP2/10-42, Lám. XXVI-6 y 7).

Con mayor detalle podemos comentar la aparición de anomalías de crecimiento en el grosor de la muralla del citado ejemplar, que dan lugar a cavidades en la muralla y provocan crecimientos localmente irregulares del tejido lamelar. Estas cavidades presentan el lado externo plano, mientras que la superficie interna, correspondiente a la del tejido secretor retraído, es de morfología convexa y claramente irregular. Dichas cavidades pueden ser interpretadas como bordes secretores parcialmente necrosados o incluso sofocados por sedimento (lám. XXIV-10).

Estas estructuras también se observan en el otro ejemplar cilíndrico del grupo anterior, LP2/8-105, lo que podría servir para interpretar que el cilindro se desarrolló en un fondo con una elevada tasa de sedimentación, que iba enterrando el ejemplar a medida que este iba creciendo. La colonia de tabulados adosada podría haber ayudado en principio a mantener una posición erguida, a pesar de ser posteriormente anegado por la sucesiva acumulación de sedimento alrededor.

*I-2-2-4) Discusión.-

La división en tres grupos que hemos propuesto es por supuesto artificial. Los pasos de un grupo a otro son graduales e incluso llegan a trasponer caracteres, de modo que las líneas de divergencia no son totalmente puras, y los caracteres conforman un mosaico, con algunas tendencias principales, pero sin reglas de correlación estrictas.

Así, por ejemplo, podemos encontrar ejemplares como COU2-4 (fig. 86-6), con apertura axial evidente, carácter considerado más derivado, que sin embargo conserva un mayor grado de pinnamiento que otros componentes del grupo claramente cerrados en el eje.

Figura 87.- Morfología interna en el plexo de *Rotiphyllum*.-

* *Rotiphyllum* aff. *rushmanum*:

1a-b.- LP2/10-42 (forma cilíndrica con una colonia de tabulados adosada y muralla laminar).

* *Rotiphyllum costatum*:

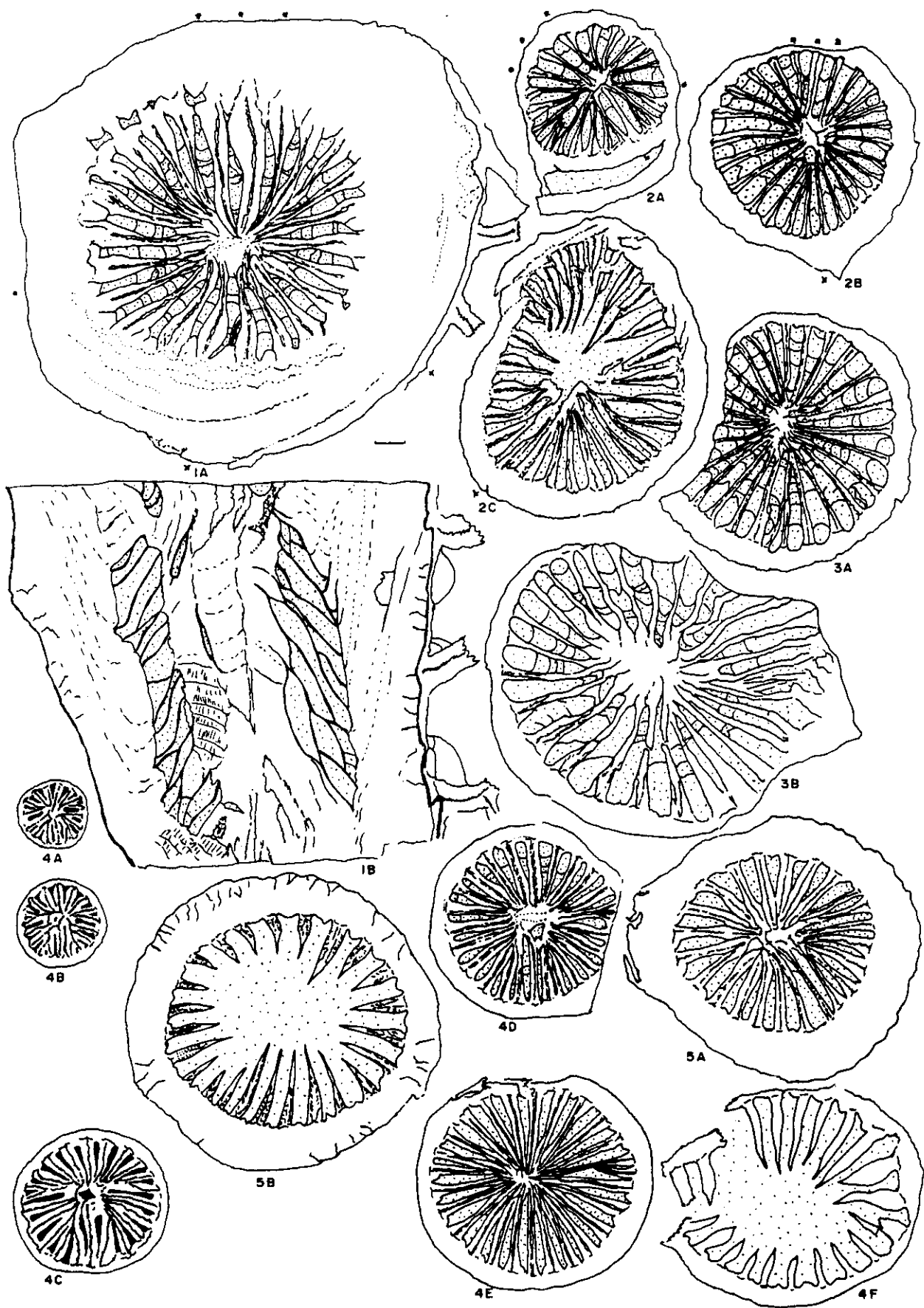
2a-c.- LP2/8-46.

3a-b.- LP2/8-19.

4a-f.- SSE/14"-14.

5a-b.- SSE/14'-8.

La escala es igual para todos los ejemplares: 1 mm.



Esta plasticidad relaciona *R. aff. rushianum* con *R. trochophylloides* sp. nov. (quizás algo más cercana que las demás) principalmente en lo que se refiere a la nodosidad septal que puede observarse en los miembros menos diferenciados de *R. trochophylloides*.

El paso del grupo B en la Sierra de La Estrella, con parte de dicha especie puede considerarse tan gradual como el paso entre los grupos B y C. Sin embargo los citados ejemplares de *R. trochophylloides* desarrollan progresivamente caracteres que constituyen una clara innovación dentro del plexo de variación de *Rotiphyllum* y por tanto hemos optado por separar de este grupo todos los rotiphyllidos en los que se observa aunque sea de modo incipiente, la aparición de dicha pauta.

El hecho de que esta situación sea sólo reconocible en la Sierra de la Estrella y no en la cuenca de Los Santos, apoya nuestra decisión de separar ambos grupos, ya que parece evidenciar un fenómeno de especiación dentro del seno del conjunto de *R. rushianum*.

De hecho, la principal razón para que la actual clasificación sea de *affinis*, se debe a que a pesar de la coincidencia en la mayoría de los rasgos comparables de nuestro grupo con los conjuntos ingleses descritos por HUDSON 1944a, se observa claramente una disminución en la densidad septal para tamaños comparables, pues en el conjunto inglés los valores varían entre 26 y 29 SM, mientras que aquí, los valores oscilan entre 20 y 25 SM, además de que las fórmulas septales inglesas implican una mayor aceleración de los cuadrantes antípodos.

Dado que los corales de Clints Rock Quarry en Rylstone están datados como Viseense medio-superior (S2-D1), quizás la disminución en la densidad septal podría ser interpretada como una tendencia filogenética.

Las afinidades con la especie del Viseense superior *R. costatum* son también evidentes (principalmente en lo que se refiere al ejemplar LP2/10-42) sobre todo porque es en esta especie en la única en la que se han descrito formas cilíndricas con murallas formadas por láminas (HUDSON, 1943b).

Sin embargo los autores que las describieron, por un lado, HUDSON, 1943b, en el citado trabajo sobre las estructuras gerónicas en *R. costatum*, y más tarde WEYER, 1981, en el trabajo sobre *R. sp. aff. costatum* del Viseense superior-Namuriense inferior del Harz, indican y figuran una tipología septal de tipo acuñado y contactos netos y la apariencia de una microestructura más bien fibronormal, diferente a la de nuestros ejemplares y más parecido al de otro de los grupos presentes en nuestros afloramientos (ver más adelante, *R. costatum*).

Finalmente la relación con *R. hudsoni* sp. nov., se centra principalmente en el aspecto lanceolado de los septos de ambos, una vez abierto el cáliz.

Ejemplares como LAII/4-4, con un mayor desarrollo de la capa fibrosa externa y que casi alcanzan los 11 mm de diámetro, están cerca de *R. hudsoni* en lo que se refiere a las formas más "lamelares" de éste último (por ejemplo LAII/6-14, fig. 89-1). A pesar de todo los septos lanceolados de *R. aff. rushianum* son siempre continuos, mientras que en el otro grupo son de contacto neto, según el modelo de *Rotiphyllum costatum*.

* I-2-3) *Rotiphyllum trochophylloides* sp. nov.

-*Derivatio nomini*: el nombre de la nueva especie hace referencia a su parecido con el género *Trochophyllum*, endémico del Tournaisiense (Osageense inferior) de Kentucky e Indiana (ver el estudio realizado por FEDOROWSKI & SANDO, 1989).

-*Holotipo*: el ejemplar SSE/10-34. Todos los demás ejemplares de SSE/10 incluidos en el grupo, son considerados como paratipos.

-**Diagnosis:** *Rotiphyllum* de pequeño tamaño, caracterizado por disposición antipinnada-radial con gran desarrollo simétrico. La región axial, igualmente simétrica, tiende a presentar una apertura que en los ejemplares más derivados acaba dando lugar a un hueco axial casi aular. Los septos menores tienen un mayor desarrollo y son más contratingentes que en otras especies del género. Los tamaños varían entre 7 y 9mm de diámetro máximo y el número septal entre 20 y 22 SM, según fórmulas septales que indican cuadrantes igualados. La microestructura varía entre términos típicamente nodosos en los ejemplares menos diferenciados y microestructura paulatinamente menos ondulosa y más regular, con una mayor participación de tejido fibroso en el estereoplasma y aperturas más o menos generalizadas en el mesoplasma.

-**Comentario:** parte de los ejemplares incluidos podrían ser considerados integrantes de *R. aff. rushianum* pero con una aceleración en la aparición de los rasgos de madurez de dicha especie. Los ejemplares más parecidos a *Trochophyllum* (ver el estudio realizado por FEDOROWSKI & SANDO, 1989), son los que consideramos más derivados dentro del grupo.

***I-2-3-1) Material.-**

Los 19 ejemplares que incluimos en la especie provienen casi íntegramente de la Sierra de la Estrella, principalmente de los niveles por debajo de SSE/18, menos uno de los ejemplares recogido en la cantera de Las Adelfillas (ADF), en la continuación hacia el Este de los afloramientos calizos de la Sierra de la Estrella. Los ejemplares estudiados son los siguientes: SSE/10-34, 35, 36, 46, 54, 59; SSE/14'-21; SSE/14"-7, 8, 10, 13; SSE/15-16, 18, 20, 24; SSE/18-39, 66, 103 y ADF/5-2.

Uno de los ejemplares más cercanos al género *Trochophyllum*, ADF/5-2, está además erosionado y silicificado de un modo similar a los ejemplares típicos de la localidad original. Esta coincidencia resalta aún más el parecido. El resto de los ejemplares tienen una conservación similar a la del resto de ejemplares de SSE.

***I-2-3-2) Morfología externa (fig. 91).-**

La gran diferencia respecto a *R. aff. rushianum* es que son ejemplares más pequeños, principalmente más cortos, no superando los 15mm de longitud, ni los 9,5mm de diámetro máximo (la media de diámetros se sitúa alrededor de los 7-8mm). Esto conlleva que las formas sean algo más abiertas ceratoide-trocoides, en lugar de ceratoides puras.

Además no se han observado fenómenos de rejuvenecimiento apreciable, excepto en SSE/10-39, que es uno de los ejemplares más cercanos a la especie anterior. Los procesos de deformaciones del contorno habitual por adaptación al sustrato son también poco comunes, aunque la sección apical de SSE/14"-7, ejemplar de pequeño tamaño y diferenciación intermedia (grupo A), sí muestra una estructura en talón (debió crecer alrededor de un objeto circular por el contorno interior del proceso, fig. 86-12a).

***I-2-3-3) Morfología interna (fig. 86).-**

Los datos sobre diámetro, número de septos y fórmula septal de muchas de las secciones realizadas son los siguientes, ordenados según un grado creciente de diferenciación dentro de la línea que define a la especie y organizados a su vez en tres subgrupos:

***A) Formas pequeñas.-**

- SSE/18-66: 1ª, 4mm, 4-4/3-3 (20); 2ª, 6mm, 5-4/3-4 (22). **Fig. 86-10.**
- SSE/14'-21: 1ª, 3mm, 3-2/2-2 (15); 2ª, 5,5mm, 4-4/3-3 (20).
- SSE/14"-8: 1ª, 3mm, 2-2/2-2 (14); 3ª, 6mm, 4-4/4-3 (21). **Fig. 86-11.**
- SSE/10-59: 1ª, 2,2mm, 2-2/2-2? (14); 2ª, 5mm, 4-3/3-3 (19).
- SSE/14"-7: 2ª, 2,8mm, 3-3/3-3 (18); 4ª, 5mm, 4-3/3-3 (19). **Fig. 86-12.**
- SSE/15-16: 6mm, 4-4/4-3 (21). **Fig. 85-11.**
- SSE/15-18: 6,2mm, 4-4/3-3 (20). **Fig. 86-17.**
- SSE/18-39: 7mm, 4-4/4-4 (22) con rejuv.
- SSE/18-103: 7mm, 4-4/4-4 (22).

***B) Formas típicas.**

- SSE/15-24: 6,3mm, F.? (20 SM?).
- SSE/14"-10: 6,7mm, 4-4/4-4 (22). **Fig. 86-1.**
- SSE/15-20: 6,8mm, 5-4/3-4 (22)
- SSE/14"-13: 7,5mm, 4-4/4-4 (22).
- SSE/10-54: 1ª, 6mm, 4-4/4-4 (22); 2ª, 7,5 mm, 4-4/4-4 (22). **Fig. 86-13. Lám. XXIV-12**
- SSE/10-35: 1ª, 6mm; F. ?(19SM); 2ª, 8mm, F.? (24SM).
- SSE/10-34: 1ª, 5,5mm, 4-4/4-4 (22); 3ª, 9mm, 4-4/4-4 (22). **fig. 86-14. Lám. XXIV-11.**

***C) Formas derivadas.**

- SSE/10-46: 1ª, 5mm, 4-4/4-4 (22); 3ª, 8mm; 4-4/4-4 (22). **Fig. 86-19.**
- ADF/5-2: 1ª, 6,5mm, 4-3/3-3? (19); 4ª, 9,5mm, 4-4/5-4 (23). **Fig. 86-15, lám. XXIV-14.**
- SSE/10-36: 1ª,D.6,5mm;F.5-5/3-3(22SM); 3ª, 8,2mm, 5-5/3-3 (22). **fig. 86-16, lám XXIV-13.**

El grupo A está formado por los ejemplares en general más pequeños y con una estructura más cercana a *R. aff. rushianum*.

Son formas siempre por debajo de los 7mm de diámetro máximo (medidos en la base del cáliz) cuyo número septal oscila entre 20 y 22 SM repartidos según cuadrantes igualados que varían entre 3 y 4 metaseptos. Este número septal es sólo ligeramente menor que la media observada en el resto de los ejemplares.

La disposición en el aparato septal es claramente antipinnada, con los septos cóncavos hacia el cardinal. Las fósulas alares, o en su caso los huecos alares (ya que las tábulas están poco o nada desarrolladas), se ven en general obliterados, aunque los ejemplares SSE/18-66 (fig. 86-10) y SSE/14'-21 (que por esta razón ocupan las primeras posiciones en la tabla) aún muestran dichas fósulas marcadas, recordando la disposición de *R. omaliusi*.

Sin embargo ambos ejemplares, con tan pequeño tamaño, ya muestran desarrollo de una nodosidad incipiente (las bases septales nunca son clavadas) y aparición de crestas de septos menores en la base del cáliz, rasgos indicadores de cierto grado de madurez (dichos rasgos aparecen sólo en *R. aff. rushianum* a un diámetro mucho mayor).

En SSE/18-66, el ejemplar más cercano al morfotipo *R. omaliusi*, la retirada septal comienza aún por la región cardinal. Sin embargo, la tendencia que da lugar a la apertura axial propia de la especie es ya patente en SSE/14"-8 (el tercer ejemplar de la lista, fig. 86-11). La disposición típicamente antipinnada conlleva la retirada acelerada del sector antípoda. Si dicha retirada se verifica de un modo simétrico, se va conformando un hueco axial con apertura anticardinal.

Esta tendencia va siendo cada vez mejor desarrollada según los ejemplares alcanzan un mayor diámetro y/o madurez. La simetría de las fórmulas septales concuerda con la simetría en

el desarrollo antipinnado. Ejemplares como SSE/10-59 o SSE/14"-7 (fig. 86-12) ejemplifican perfectamente este estado de desarrollo, aunque la apertura sólo se verifica en las cercanías del cáliz. Además la nodosidad es patente, así como el entrecortamiento de las LMN.

A pesar de todo existe alguna excepción en cuanto a la apertura y su correlación con el desarrollo simétrico antipinnado, por ejemplo SSE/10-39 (fig. 86-9). Este ejemplar, que además es el único en mostrar rejuvenecimiento periférico, es considerado una forma intermedia con el morfotipo *rushmanum*.

Al igual que a medida que avanzamos en la serie de ejemplares se va observando un mayor desarrollo de la simetría, de la nodosidad y de la apertura anticardinal, los septos menores también aparecen mejor desarrollados y con tendencia a mostrarse más cercanos del lado cardinal de cada metasepto (es decir una tendencia a la contratingencia). A pesar de todo la longitud de dichos septos sigue siendo escasa.

A medida que nos adentramos en el grupo B el antipinamiento simétrico se hace cada vez más radial y la apertura axial aparece algo antes en la ontogenia, de modo que incluso en algún ejemplar dicha apertura llega ya a desembocar en un hueco axial vacío de estereoplasma (ver SSE/10-54, fig. 86-13). Hasta llegar al estadio de desarrollo del Holotipo, SSE/10-34 (fig. 86-14), existen ejemplares con todos los tamaños y formas intermedias.

En el citado Holotipo, los septos menores ya están completamente desplazados en su lóculus y la microestructura deja de ser estrictamente nodosa, habiendo evolucionado en un sentido más fibroso; sin embargo la fórmula septal se mantiene prácticamente igual a la alcanzada a los 5-7mm de diámetro, o lo que es lo mismo, se produce una estabilización en el citado intervalo, haciendo disminuir la densidad septal en los ejemplares de mayor diámetro (fórmula media, 4-4/4-4, es decir, 22SM y radialidad completa).

Así pues, el desarrollo que sufren los ejemplares que crecen por encima de los 7mm, se invierte en la transformación microestructural del aparato septal y en la formación de un hueco axial cada vez más simétrico y regular.

En este sentido el Holotipo es el ejemplar más avanzado en la línea de diferenciación principal, ya que las secciones juveniles de este ejemplar son similares a las secciones caliculares de los ejemplares menos desarrollados.

Sin embargo existen tres ejemplares cuyos cortes caliculares muestran el mismo o aún más avanzado estado de desarrollo que SSE/10-34 para un tamaño similar, pero que sin embargo muestran cortes precaliculares igualmente avanzados (apertura axial, microestructura abierta, Sm polarizados, etc). Con ellos hemos constituido el grupo C.

El ejemplar más diferenciado es SSE/10-36 (fig. 86-16). La disposición es ya completamente simétrica, en cierto modo similar a la observable en ejemplares de *Ufimia bradbournense*. El hueco axial llega a desarrollar una nítida pared fibrosa y los septos acortados están perfectamente definidos y son gruesos y algo ropaloides. De hecho la nodosidad ha desaparecido casi por completo y sólo resta de dicha microestructura, unas bases septales suavemente engrosadas cuyo tejido lamelar parece continuo con la muralla (la observación no es óptima ya que parte de la muralla ha sido erosionada y perforada).

El desarrollo de la capa fibrosa externa en cada uno de los septos es mucho más importante y el mesoplasma se muestra abierto, formando una estrecha LMC vermicular.

Estas transformaciones se observan también en SSE/10-46 (fig. 86-19), en donde la reducción de la nodosidad es aún más marcada, pero el hueco axial es sin embargo más irregular y nunca llega a quedar claramente abierto.

Por el contrario en ADF/5-2 (fig. 86-15), se conserva una microestructura más lamelar, con bases septales claramente continuas (aunque no llegue a desarrollarse nodosidad típica), pero

sin embargo la disposición septal y el desarrollo axial más avanzados, son muy cercanos a los descritos para el género *Trochophyllum* (principalmente en *Trochophyllum* sp. B, ver FEDOROWSKI & SANDO, 1989).

*I-2-3-4) *Discusión.-*

La sucesión de ejemplares propuesta bajo la idea de una morfología cada vez más derivada, funciona bastante bien hasta el Holotipo. Sin embargo los últimos tres ejemplares, cuya ontogenia no ha podido ser mejor estudiada debido a lo incompleto del material, quedan ligeramente descolgados del resto, debido precisamente a la falta de correlación entre las secciones equivalentes que hemos podido obtener (la de menor diámetro alcanza ya los 6 mm).

Sin embargo nuestra hipótesis viene apoyada por la evolución microestructural a lo largo del resto de la serie. En este sentido la evolución de la nodosidad, es gradual.

Así ejemplares del primer grupo como SSE/10-59, muestran una nodosidad evidente, mientras que formas del grupo B como SSE/15-20 u otras, ya muestran unicamente bases engrosadas, que están perdiendo su carácter lamelar. En esta gradualidad el septo sufre una paulatino engrosamiento que llega a desembocar en la forma ligeramente ropaloide poco corriente en el plexo de *Rotiphyllum*.

Algo parecido sucede con la evolución de la radialidad y con la apertura axial y su tendencia a la simetría.

Dentro de *Rotiphyllum rushianum* entre los ejemplares de esta especie proveniente de Clints Rock Quarry, en Rylstone, Derbyshire (HUDSON 1944a), el autor describe formas que llegan a desarrollar una apertura axial hueca. A excepción de este carácter, las variables de los ejemplares abiertos son coherentes con las del resto de *R. rushianum*, por lo que HUDSON define con ellos una variedad nueva en lugar de una especie nueva, en concreto *R. rushianum* var. *cavum*.

Los ejemplares de esta variedad tienen un tamaño y una densidad septal muy diferentes a nuestros ejemplares (diámetros de entre 11 y 12mm por un número septal que oscila entre 26 y 28 SM, ajustados a fórmulas que muestran aceleración antípoda). La disposición es radial con desarrollo asimétrico y ligeramente girado y la forma septal sigue siendo típicamente "rushianum".

Por tanto la tendencia a la apertura axial en ambos conjuntos debe interpretarse como una convergencia morfológica, conclusión que concuerda con la clasificación propuesta para la especie anterior (*Rotiphyllum* aff. *rushianum*).

Una apertura axial desarrollada de un modo similar (la coincidencia es tanto morfológica como en lo referente a su desarrollo dentro de una serie de variación), aparece también en la especie *Saleelasma alta* y en *Duplostella fedorowskii*.

Entre los ejemplares menos diferenciados, principalmente los tres primeros de la serie, existe cierto parecido con *Rotiphyllum diutinum* (FEDOROWSKI, 1989, pg. 299), aunque dicho estudio está basado unicamente en cinco ejemplares, dos de ellos incompletos. La relación entre nuestras formas y la citada especie americana se basa en que ambos tienen una organización similar a *R. omaliusi* aunque con una menor simetría y gran desarrollo del septo Cardinal (los ejemplares más parecidos son los primeros del grupo A).

La escasez de ejemplares americanos estudiados impide una mayor precisión, ya que como decíamos en la descripción, estas formas corresponden en nuestro conjunto, a las menos diferenciadas y por tanto menos características del plexo.

En cuanto a las relaciones de nuestros ejemplares más derivados y las formas más compactas del género *Trochophyllum* (es decir *T. vernuillianum*), la posible comparación está

limitada por un lado, por la descripción microestructural, que aunque suficientemente detallada pensamos que es incorrecta (principalmente por estar basada en principios a priori incorrectos, como son la consideración del tejido lamelar como de origen diagenético y otros similares) y por otro lado, en la insuficiencia de nuestros datos sobre la ontogenia de los citados ejemplares.

En cualquier caso es obvio que el desarrollo aular en *Trochophyllum* es claramente más importante que en nuestra especie y está presente incluso desde las primeras fases de la ontogenia. Dada la diferencia de edad entre ambas asociaciones (las colecciones americanas provienen de un par de localidades del Tournaisiense superior), observamos que según nuestros criterios el grupo más derivado, *Trochophyllum*, aparece contra toda lógica en los estratos más antiguos.

Esto parece significar que la semejanza entre ambos es debido a un fenómeno de convergencia. Por otro lado también parece bastante probable que *Trochophyllum* y *Rotiphyllum* estén intimamente relacionados. Esto significaría que el fenómeno de convergencia se debería a la repetición en el tiempo de la misma estrategia morfológica dentro de un mismo grupo.

***1-2-4) *Rotiphyllum hudsoni* sp. nov.**

-*Sinonimia*: *Rotiphyllum* sp., RODRÍGUEZ & FALCES (1992, pg. 165 y 166, Lám. 13, fig. 4 y 5).

-*Derivatio nomini*: dedicada a R.G.S. HUDSON, que es sin duda el autor más citado en esta Tesis Doctoral y uno de los especialistas clásicos que más ha contribuido al conocimiento de los CRSSD del Carbonífero Inferior.

-*Holotipo*: el ejemplar SC/3-3. Todos los demás ejemplares de Sierra Cabrera se toman como paratipos.

-*Diagnosis*: *Rotiphyllum* ceratoide de tamaño grande, que alcanza los 15mm de media de diámetro máximo (entre 13 y 17mm) y 29-32SM, distribuidos en fórmulas septales asimétricas y con aceleración K. Las LMN persisten hasta la base del cáliz y se encuentran en una zona axial más bien cerrada y compacta. La disposición general es radial asimétrica, mientras que la forma de los septos, que suelen ser gruesos, es recta y lisa, con fuerte desarrollo de la capa fibrosa. En el cáliz sin embargo, los septos, acortados ya y acompañados de pequeñas crestas de septos menores, aparecen con una forma típicamente lanceolada, aunque siguen teniendo contactos netos y planos con la muralla externa, que muestra una estructura compleja.

-*Comentario*: Contrariamente a lo que pensábamos en 1992, esta especie es bastante cercana al grupo de *R. costatum*, del que se diferencia por el mayor tamaño, la escasez de apertura axial, por la forma y estructura de los septos en la pared calicular y por LMN completas hasta el cáliz. La especie, aunque mayoritariamente proveniente de Los Santos, también está representada en el nivel 10 de la Sierra de la Estrella.

***2-4-1) *Material*.-**

9 ejemplares forman el presente grupo. De ellos 8 provienen de Los Santos y menos uno (MO4-1r), todos fueron recogidos en las unidades 3, 4 y 5 (Sierra Cabrera y La Alameda). El ejemplar de Guadiato, proviene de la Sierra de la Estrella. LP2/8-46 es un ejemplar incluido en

R. costatum, pero que puede ser considerado intermedio entre ambos grupos (ver discusión de ambas especies).

Los ejemplares son: SC/3-3, 8, 13; LAI-42; LAII/6-12, 14, 16; MO4-r1 y SSE/10-12.

Ninguno de los ejemplares recogidos estaba completo y por tanto el estudio de la ontogenia sólo alcanza a una sección de 5mm de diámetro. Los cálices sin embargo se conservan completos en casi todos los ejemplares.

***2-4-2) Forma externa** (fig. 91).-

Los ejemplares son ceratoide-cilíndricos con una longitud entre los 35 y los 55mm, aunque la ausencia de región apical en todos ellos no nos permita una gran precisión.

Los cálices son típicos, caracterizados por quedar ligeramente cerrados en su parte final (forma de bol) y la posibilidad de alcanzar una profundidad considerable hasta la base del cáliz (hasta 1/3 de la longitud). Estos cálices tienen un desarrollo en cierto modo cilíndrico.

La muralla es lisa, quizás algo ondulada en la región más próxima al ápice. Aunque se observan fenómenos de rejuvenecimiento periférico (SC/3-3), en este caso se puede considerar que son patológicos, ya que la región afectada (Antípoda) sufre una disminución en el número septal, de 6-7 a los 12mm, a 6-5 a los 17mm. En lugar de los septos desaparecidos, se desarrolla un exagerado engrosamiento de K y los KL-1.

No se observan fenómenos de adaptación al sustrato, aunque como decíamos antes, faltan las zonas apicales, más implicadas en este tipo de fenómenos.

***2-4-3) Morfología interna** (fig. 89 y lám. XXV)

Los datos numéricos del grupo son los que siguen:

-LAI/6-12: 1ª, 9mm, 5-5/5-4 (25); 2ª, 13mm, 6-7/5-4 (28). **Fig. 89-3, lám. XXV-3.**

-MO4-r1: 1ª, 5,5mm, 3-4/4-5 (22); 2ª, 11mm, 6-5/4-6 (27); 3ª, 14mm, 7-6/4-6? (29).

-SC/3-8: 14mm, 8-7/4-3 (28).

-LAI/6-14: 1ª, 13mm, 6-7/5-4 (28); 2ª, 15mm, 7-7/5-5 (30). **Fig. 89-1, lám. XXV-1.**

-SSE/10-12: 1ª, 9mm, F? (23SM); 2ª, 15mm, F.? (29SM).

-LAI-42: 1ª, 11,5mm, 7-7/5-5 (30); 2ª, 16mm, 9-7/5-5 (32).

-SC/3-13: 16mm, F.? (30SM).

-SC/3-3: 1ª, 12,5mm, 6-7/5-5 (29); 2ª, 17mm, 6-5/5-5 (27). **Fig. 89-2, lám. XXV-2.**

-LAI/6-16: 17,5mm, 8-7/5-5 (31). **Lám. XXV-4.**

La disposición de los nueve ejemplares analizados es claramente radial en estadio adulto, aunque la mayor parte de ellos muestra una pequeña componente de giro, que queda plasmada en las frecuentes asimetrías de la fórmula septal.

La región axial es compacta y cerrada y a pesar del desarrollo en diámetro alcanzado (hasta los 17,5mm) está formada hasta la misma base del cáliz por la fusión axial de las LMN de cada septo que sólo llegan a abrirse muy ligeramente a partir de ese punto.

Las únicas aperturas observadas, corresponden a los dos ejemplares que desarrollan una pseudofósula K (LAI/6-14, fig. 89-1 y LAI-42). De hecho dicha pseudofósula (ver LAI/6-14) se deja notar más en la zona axial, en donde forma un entrante, que sería el que constituye la apertura.

Las tábulas desarrolladas no son tan abruptamente cónicas (ver sec. longitudinal), lo cual implica un cáliz algo menos profundo (aunque sólo a partir del corte en el que comienza la retirada septal). En todo lo demás el tabulario es similar al de otros *Rotiphyllum*.

La fósula cardinal queda prácticamente obliterada en las secciones adultas (por supuesto, igualmente las alares) y la única manera de identificar el lóculus es mediante la observación de

los septos recién insertados. La fósula cardinal ha sufrido un proceso de marcado estrechamiento, penetrando algo más que los lóculus adyacentes, en la estructura axial. El septo cardinal se dispone diagonalmente en la misma.

Esto no es así en las pocas secciones juveniles que hemos podido obtener (ver la sec. 1ª de SC/3-3, con 6mm de diámetro, fig. 89-2a). En tales secciones se observa distribución pinnada con un buen desarrollo del septo Cardinal y con fósulas cardinal y alares evidentes. Esta distribución pinnada no desaparece completamente hasta más allá de los 10mm de diámetro (ver ejemplar LAII/6-12, fig. 89-3a) y está presidida por un septo antípoda conspicuo.

Los septos menores prácticamente no se desarrollan, excepto algún caso respecto únicamente a los Km (ver LAII/6-14, fig. 89-1). Sin embargo, una vez se ha verificado la retirada septal y los mayores alcanzan su forma lanceolada, aparecen a la par, crestas septales correspondientes a los menores. Cuando dichas crestas no aparecen, la forma del septo mayor es más triangular que lanceolada (la diferencia consiste en el estrechamiento basal presente en esta última, ver lám XXV-4).

Abundando en la morfología de los septos ya en la pared calicular, diremos que la retirada septal no se verifica por igual, siendo típico que dentro de las formas lanceoladas de los septos caliculares, halla algunos que alcanzan un aspecto peculiar, más ancho y corto. En concreto estos septos son el C y el K. Los metaseptos a un lado de ambos, quedan más largos que al otro, implicando que la retirada septal se acelera en un sentido lateral (lo normal es que la aceleración afecte a la mitad cardinal o a la antípoda y no a un lateral frente al otro, lám XXV-4).

La forma septal no es ni nodosa ni acuña, si no que en general los septos presentan caras lisas y rectas, bastante paralelas que sólo pierden parcialmente su definición lateral en la región axial masiva.

A pesar de todo y como es propio de la gran plasticidad de *Rotiphyllum*, existe algún ejemplar ligeramente nodoso en la zona más adulta (SSE/10-12 o LAII/6-14) o por contra, algún otro con septos de tendencia acuña (LAII/6-12, que además es algo más pequeño y de septos más delgados).

Los contactos de las bases septales son netos y en general planos incluso en la región calicular lanceolada (a veces hasta ligeramente clavados), lo que los hace más propiamente cercanos a *R. costatum*. En algún caso, como por ejemplo en la región periférica del proceso patológico de SC/3-3 (lám. XXV-2c), algunas bases llegan a mostrar cierto grado de continuidad.

En cuanto a la microestructura septal, diremos que a pesar del desarrollo casi cilíndrico y vertical de los ejemplares, las LMN, bastante rectas y homogéneas, sólo llegan a abrirse ligeramente en la región axial y en este caso sólo muy cerca del cáliz, por lo que podemos hablar de LMN totales.

A estos mesoplasmas les acompaña un ligero desarrollo lamelar e inmediatamente un fuerte desarrollo fibronormal a lo largo de toda la pared externa del septo. Esta estructuración tripartita, no llega a desarrollar una capa lamelar en diedro como es típico en otras distribuciones tripartitas descritas en esta Tesis.

Como viene siendo la norma, también existen excepciones al mayor desarrollo de la capa fibrosa. Así sucede en los ejemplares LAII/6-14 o SC/3-3, donde la microestructura es de carácter más lamelar. En ambos casos, antes de la retirada septal (en SC/3-3 incluso algo antes o de modo intermitente) se observa una interrupción en la LMN a la altura del tercio externo, coincidiendo con la región que posteriormente quedará lanceolada en el cáliz y recordando en cierto modo a las interrupciones y difuminaciones de la LMN en un septo nodoso. En estos casos, sólo los contactos suturados con la muralla, nos indicarán la diferencia respecto a algunos ejemplares de *R. aff. Rushianum*.

La muralla externa es lisa y de grosor medio. Su estructura interna es más cercana a la observable en *R. costatum* que a la muralla simple y ondulosa de *R. aff. rushianum*. Así el tejido lamelar se dispone más bien desordenado, conformando zig-zags escasamente organizados. En muchos casos, principalmente en las zonas más cercanas a los septos y ya en la región calicular, se desarrollan capas fibrosas, que a veces se disponen discordantes con la base septal plana.

***I-2-4-4) *Discusión*.-**

Como ya hemos indicado con anterioridad algunos de los ejemplares incluidos en este grupo se interpretaron en principio (ver RODRÍGUEZ & FALCES, 1992) como pertenecientes a una forma quizás más cercana a *R. rushianum* que a *R. costatum*. La observación detallada de las bases septales y de la microestructura general nos hacen inclinarnos actualmente por una mayor cercanía a *R. costatum* caracterizado por sus septos acunados, en lugar de engrosados.

La descripción de *R. charlestonense* realizada por HUDSON & FOX, 1943, indica una forma más pequeña (30mm de longitud por 12mm de diámetro máximo), con una densidad septal baja (24 septos mayores) y escasa aceleración antípoda.

Algunos de los ejemplares más radiales son aparentemente similares a las morfologías más radiales y cerradas de *Saleelasma alta* e incluso de la especie del Viseense inferior-medio, *Saleelasma axiferum*, de las cuales se diferencia por muchos otros rasgos (ver *Saleelasma*).

El parecido con *R. rushianum* ya ha sido comentado con anterioridad. Respecto a *R. costatum* las semejanzas son mayores, hasta tanto que algún ejemplar podría ser considerado como una forma intermedia (LP2/8-46), con la única diferencia del tamaño.

***I-2-5) *Rotiphyllum costatum* MCCOY, 1849**

-*Diagnosis* (basada en la descripción de HUDSON, 1943b, pg. 24 y 25): "*Rotiphyllum* de tamaño medio a grande (12,5mm de diámetro máximo por 26 SM) con fórmulas septales asimétricas e inserción antípoda acelerada en estadios ontogénicos avanzados. El perfil septal es apuntado o acunado, afinándose hacia el eje. La muralla externa es moderadamente gruesa. Septos menores poco o nada desarrollados. La región axial es de estructura variable, con la posibilidad de mostrar aperturas rellenas con estereoplasma o bien de desarrollarse de un modo celular. Puede observarse la formación de una pseudofósula antípoda".

-*Comentario*: El conjunto de ejemplares analizado en este epígrafe está compuesto por varios subgrupos interrelacionados de posible entidad específica. Entre ellos el rasgo característico se refiere a la tipología acunada de los septos y a la forma triangular en lugar de lanceolada, de las bases septales en el cáliz abierto. Dichas bases, que siempre muestran contactos planos y suturados con la muralla externa, así como sus características microestructurales y las de la citada muralla, deberían ser incluidas en la diagnosis de la especie o bien del grupo de especies asociadas si se pudiera finalmente diferenciar en detalle los grupos propuestos.

***2-5-1) *Material*.-**

Los 12 ejemplares que incluimos en este grupo provienen principalmente de la Sierra de la Estrella (sólo 2 de Los Santos). Los ejemplares son: LP2/8-46, 19; SSE/10-27, 28, 44, 75, SSE/14'-8, 9, 20, SSE/18-13, 104 y SSE/24-9.

Otros dos ejemplares más, SSE/14"-14 y 17, son próximos al grupo pero algunas

características hacen que su inclusión sea dudosa (ver discusión).

***2-5-2) Morfología externa (fig. 91).-**

La forma externa es ceratoide, sin superar los 35 mm, muralla lisa y cáliz moderadamente profundo.

En los ejemplares de SSE/14', como en las demás formas descritas de este nivel oolítico, aparecen adaptaciones al sustrato (ver SSE/14'-8). En este caso también algunos de los ejemplares de otros niveles muestran secciones juveniles deformadas (por ejemplo SSE/10-44 ó LP2/8-46).

***2-5-3) Descripciones de los caracteres internos y discusión.-**

Los datos de los ejemplares incluidos en el grupo son los siguientes:

- SSE/24-9: 1ª, 3,5mm, 2-2/2-2 (14); 3ª, 7,5mm, 5-5/4-4 (24).
- SSE/10-44: 1ª, 4,5mm, 3-4/3-2 (18); 3ª, 9mm, F.? (23SM). **Fig. 88-6, lám. XXVI-1**
- SSE/18-104): aplastado, pero similar al anterior.
- SSE/10-75: 7,5mm, 5-5/3-3 (22); 9mm, F. ? (23SM). **Fig. 88-4, lám. XXV-12a-11b.**
- SSE/10-27: 1ª, 5,2mm, 3-4/3-4(20); 3ª, 10,5mm, 6-6/4-4 (26). **Fig. 88-1**
- SSE/14'-8: 1ª, 5,3mm, 4-4/4-4; 3ª, 11,5mm, 5-4/5-4 (24). **Fig. 87-5, lám. XXV-11a-12b**
- LP2/8-46 : 1ª, 6mm, 4-5/4-3 (22); 3ª, 11,3mm, 6-6/5-4 (27). **Fig. 87-2, lám. XXV-9.**
- LP2/8-19: 1ª, 8mm, 6-6/4-4 (26); 3ª, 11,5mm, 7-6/5-4 (28). **Fig. 87-3, lám. XXV-7.**
- SSE/10-28: 1ª, 6mm, 4-5/4-4 (23); 3ª, 11mm, 5-5/4-4 (24). **Fig. 88-3, lám. XXV-5.**
- SSE/14'-20: 10mm, 6-6/4-4 (26). **Fig. 88-2, lám. XXV-8**
- SSE/14'-9: 1ª, 6mm, ?-?/4-3(20?); 3ª, 13mm, 6-6/4-4? (26?). **Fig. 88-5, lám. XXV-6.**
- SSE/18-13: 1ª, 6,5mm, 5-5/4-4(24); 3ª, 11,5mm, 7-5/5-4 (27). **Fig. 88-7, lám. XXV-13.**

- SSE/14"-14: 2ª, 3,5mm, 3-3/3-3 (18); 4ª, 12mm, 5-5/5-5 (26). **fig. 88-4, lám. XXVI-5.**
- SSE/14"-17: 10,5mm, 5-5/5-5 (26).

El orden en el que hemos colocado los ejemplares en el listado de arriba, corresponde más o menos a una línea de variación que va desde los que son axialmente más cerrados a aquellas formas claramente abiertas.

En realidad dentro de todo el conjunto, podríamos establecer dos líneas de diferenciación más o menos paralelas:

- Por un lado la que corresponde a ejemplares cerrados axialmente en los que la microestructura se ajusta a un esquema de LMN completas (SSE/24-9, SSE/18-104, SSE/10-44, SSE/14'-8 o LP2/8-46).
- Por otro lado aquella tendencia que implica una apertura axial verificada más o menos tempranamente (el ejemplar más adelantado es SSE/18-13, pero SSE/14'-20 o SSE/14'-9 son similares), acompañada de un proceso de apertura mesoplásmica que desemboca en una microestructura principalmente fibrosa y abierta.

Los dos ejemplares de Las Pilitas, se corresponden bastante bien con los rasgos presentados en la diagnosis propuesta, entresacada de la redesccripción dada por HUDSON, 1944, del material tipo de la especie, con la excepción de una densidad septal algo mayor.

La evolución hacia el cáliz de las secciones transversales estudiadas, muestran septos típicamente acunados de base neta y plana, un gran desarrollo de tábulas y una región axial que, de un estadio claramente celular (lám. XXV-9), pasa a un estadio final compacto, y en el caso de

LP2/8-19, a una apertura axial rellena de estereoplasma, que coincide con la apertura microestructural de las LMN, hasta ese momento completas (lám XXV-7b).

En la sección calicular de LP2/8-46 se observan los septos triangulares en lugar de lanceolados y la ausencia de los menores. En la última sección de LP2/8-19, aún precalicular, en la que se observa una apertura microestructural generalizada, observamos que el trazado de los septos comienza a ser ligeramente sinuoso (lám XXV-7b), proceso que quizás pudiera estar relacionado con las estructuras gerónicas formadas por septos corrugados y murallas laminares, descrito por HUDSON, 1944b.

En la serie de variación propuesta, los ejemplares de LP ocupan una posición intermedia, principalmente LP2/8-19. Por debajo de ellos se sitúan ejemplares de SSE que corresponden a formas en las que no llega a verificarse una apertura axial y en las que además la apertura microestructural es menos evidente.

Algunos de estos ejemplares, con rasgos más ambiguos (mesoplasmas ligeramente abiertos, etc...) podrían ser interpretados como formas juveniles de la segunda línea de variación (SSE/10-27 o 10-75, fig. 88-4).

Sin embargo otros ejemplares como el mismo LP2/8-46, u otros de tamaño menor como SSE/10-44, 14'-20, 14'-8, 18-104 ó 24-9 mantienen estos caracteres en diámetros en los que los ejemplares más abiertos ya han derivado casi completamente (ver por ejemplo, la sec. 1ª de SSE/18-13 con 6mm de diámetro, fig. 88-7, respecto a otras secciones de igual o mayor diámetro, como por ejemplo la de SSE/14'-20, con 10 mm de diámetro).

Es dentro de la primera línea de variación, que sería conceptualmente la más cercana a la especie tipo y también a *R. hudsoni*, en donde podemos comprender la aparición de los dos ejemplares de SSE/14" (fig. 88-4).

Ambos ejemplares muestran una tendencia claramente "bradyphyllóide" en el sentido de mostrar una fósula cardinal evidente y una región axial, de desarrollo abierto y tabular.

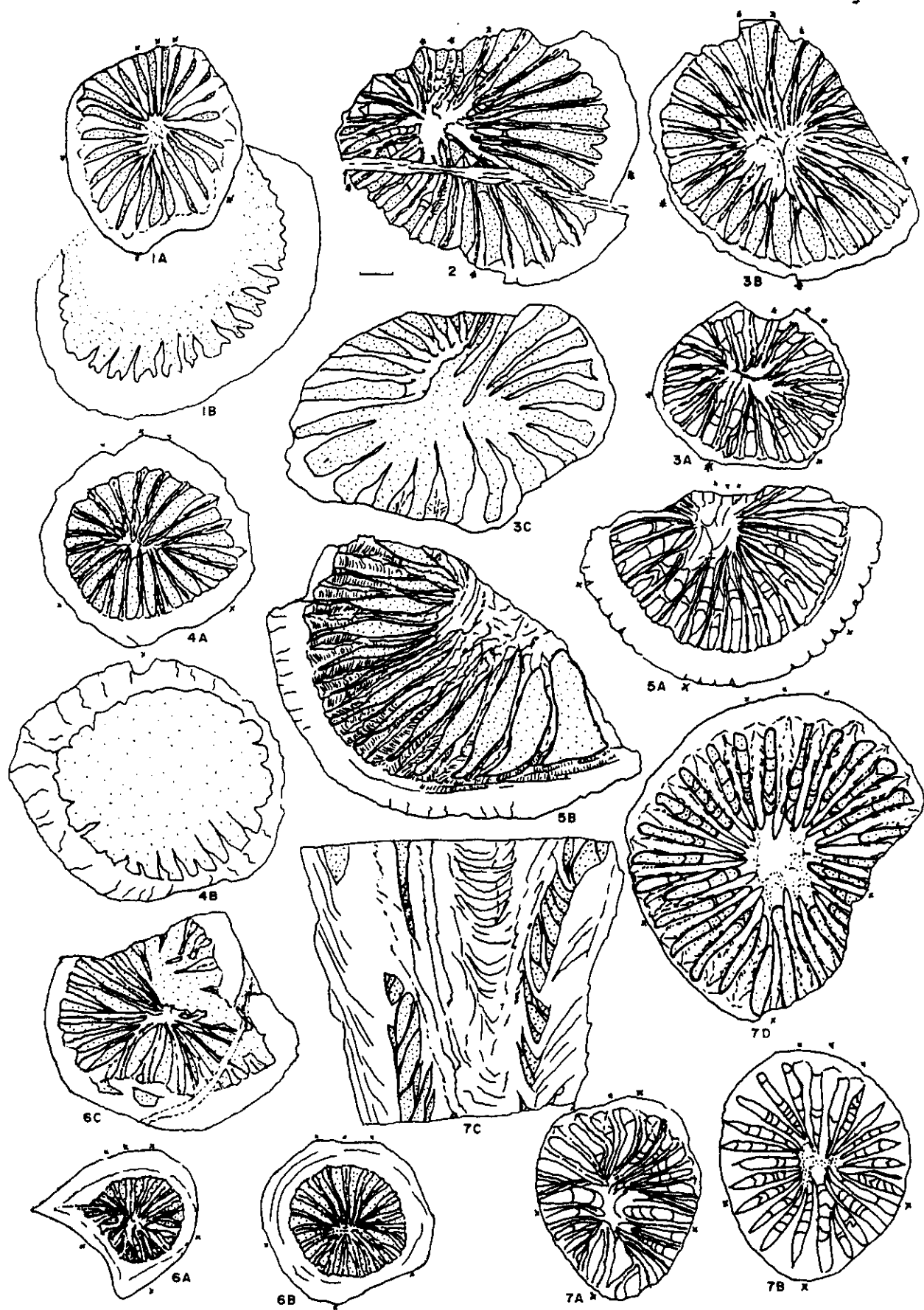
Dichos caracteres van acompañados de una afirmación de los rasgos microestructurales observados en los demás ejemplares cerrados, a saber, LMN completas (en ambos ejemplares en realidad los mesoplasmas están ligeramente abiertos, formando un mesoplasma intermedio entre una LMN pura y una LMC vermicular), bases septales de contacto plano y suturado, muralla gruesa de estructura lamelar compleja, septos tripartitos con predominio de la capa externa fibronormal (ver esquema microestructural de la fig. 85-2, basado en la sec. 3ª de SSE/14"-14, lám. XXVI-5) y septos caliculares triangulares, que es la forma final típica de un septo acuñado.

Ambos ejemplares quizás deberían ser incluídos en una especie aparte, pero la conexión con el grupo principal mediante ejemplares como SSE/14'-8 es tan evidente, que preferimos de momento dejarlos asociados o afines al grupo, en espera del hallazgo de más material similar.

Así como LP2/8-19 resulta un ejemplar que podría ser típico en *R. costatum*, ejemplares como SSE/18-13, con una apertura axial tan bien desarrollada y una diferenciación microestructural tan marcada, dejan de ser típicos en la especie.

Figura 88.- Morfología interna en *Rotiphyllum costatum* de la Sierra de la Estrella.-

- | | |
|---|--|
| 1a-b.- SSE/10-27. Secciones transversales. | 2.- SSE/14'-20. Sección transversal. |
| 3a-c.- SSE/10-28. Secciones seriadas. | 4a-b.- SSE/10-75. Secciones transversales. |
| 5a-b.- SSE/14'-9. Secciones transversales. | 6a-c.- SSE/10-44. Secciones seriadas. |
| 7a-d.- SSE/18-13. Secciones seriadas y sección longitudinal (7c). | |
- La escala es la misma para todos los ejemplares: 1 mm.



La microestructura abierta observada en estos ejemplares no ha sido estudiada de momento en lámina ultrafina, pero parece ser, en su caso más extremo (es decir una apertura mesoplásmica completa en el cáliz de SSE/18-13) similar a la descrita en el género *Cania*. Sin embargo esta microestructura parte de una estructuración más o menos tripartita en las secciones apicales, cosa que nunca se observa en *Cania* y que relaciona sin ninguna duda estos ejemplares con el grupo principal.

Esta microestructura tripartita, con LMN y capa fibrosa externa de un mayor desarrollo, parece ser esencialmente la microestructura que caracteriza a *R. costatum*.

Esta observación vendría a coincidir con la descripción microestructural dada por WEYER (1981), de los ejemplares del Namuriense basal del Harz Alemán, clasificados como *Rotiphyllum* sp. aff. *costatum*.

Dicha microestructura completamente fibronormal, parece representar un paso más adelante en la maduración de la microestructura tripartita de nuestros ejemplares, mediante la reducción y total desaparición de la capa lamelar intermedia.

De hecho las dos especies de *Rotiphyllum* del Carbonífero superior de la Cordillera Cantábrica, *R. exile-aequabile*, redescritas microestructuralmente por RODRÍGUEZ, en prensa, (en esta ocasión he podido comprobar las descripciones personalmente), tienen un esquema completamente fibronormal, con murallas lamelares en zig-zag angular, que con cierta facilidad se separan en láminas, posibilitando fenómenos de rejuvenecimiento periférico.

Un ejemplar, clasificado como *Rotiphyllum* sp. y proveniente del Namuriense basal de Punta Ballota, en la Cantábrica (datos de RODRÍGUEZ, 1984), muestra apertura axial y una microestructura abierta similar a la de SSE/18-13, constituyendo el único ejemplo que conozco de microestructura comparable dentro del género.

Sin duda este modelo microestructural desaparece por completo de las formas rotifiloides y bradifiloides del Carbonífero superior, aunque sin duda todas aquellas formas abiertas axialmente y pertenecientes al plexo de *R. costatum* en el Viseense superior-Namuriense a buen seguro deben tener este tipo de estructura.

Una valoración de la variabilidad expuesta respecto a los caracteres más importantes como son el desarrollo de la región axial y la maduración microestructural, puede implicar o bien que en el seno del grupo elegido exista más de una especie (al menos tres si tenemos en cuenta los dos ejemplares "Bradifiloides"), o bien que los rasgos considerados sean tan variables que sólo deban ser constatados como líneas de especiación incipientes o en el peor de los casos mera variabilidad intraespecífica.

En nuestra opinión la solución no es tan importante como reconocer en este grupo un núcleo de variación claramente diferenciado del grupo de *Rotiphyllum rushianum* y caracterizado principalmente por el distinto desarrollo de la forma septal. Sin duda dicho grupo de variación es el mismo que el de *R. costatum*, ya que en propias palabras de HUDSON (1943b, pg. 26) la principal diferencia entre ambos taxones es precisamente la forma septal acuñada frente a la forma septal nodosa.

De los al menos tres posibles grupos específicos dentro de los 14 ejemplares estudiados (recordemos que podríamos distinguir un cuarto si separamos los dos ejemplares de Las Pilitas), los más cercanos a *R. costatum* corresponden a las formas axial y microestructuralmente cerradas, de las que se diferenciarían por un lado las formas axial y microestructuralmente abiertas (ejemplares SSE/14'-20, 14'-9 y 18-13, siendo LP2/8-19 y SSE/10-28 formas intermedias y SSE/10-27 y SSE/10-75 formas juveniles) y por otro las formas microestructuralmente cerradas pero axialmente abiertas o bradifiloides (SSE/14"-14 y 17). Ambos grupos corresponderían a especies nuevas y sólo el segundo y el grupo raíz señalarían una dirección evolutiva tendente al

modelo microestructural de los rotifiloides del Carbonífero superior (modelo fibronormal con murallas laminares de estructura compleja).

Las relaciones graduales entre los distintos grupos, afecta incluso a la especie *R. hudsoni* mediante los ejemplares de LP. Dichos ejemplares también relacionan los grupos dentro de *R. costatum* y ayudan a diferenciar de forma decisiva estas formas de los rotifilidos nodosos.

No decidimos finalmente a definir las posibles especies nuevas citadas más arriba tiene que ver con el hecho de que, de momento, no podemos hacer una valoración de la apertura axial tal y como la hicimos para *Rotiphyllum trochophylloides* en el sentido de que no llegamos a observar una tendencia simétrica y la formación de un verdadero hueco axial, sino que la apertura es asimétrica, similar a la observable en el grupo C de *R. aff. rushianum* (recordemos el comentario a propósito del ejemplar LP2/10-42) e interpretable del mismo modo, como variación intraespecífica.

*** I-2-6) *Rotiphyllum* sp. aff. *charlestonense* THOMSON, 1873.**

-Comentario: la especie *R. charlestonense*, tal y como fue redescrita por HUDSON & FOX, 1943c, sería una forma muy cercana a la forma del Tournaisiense-Viseense inferior *R. densum*, CARRUTHERS, 1908. Prácticamente la única diferencia con dicha especie (para CARRUTHERS, era sólo una variedad de *R. omaliusi*) consistiría en una mayor radialidad en la disposición, si bien HUDSON & FOX, admiten que entre ambas formas existe una gradualidad, al menos en los afloramientos del Viseense superior de Yorkshire estudiados por ellos. En nuestra opinión, los *R. densum* y *R. charlestonense* de dichos afloramientos corresponden a una única especie, que siguiendo las normas de nomenclatura zoológica, debe ser la que primero fue definida, es decir *R. charlestonense* y que es por tanto la utilizada por nosotros (ver discusión).

***I-2-6-1) Descripción morfológica.-**

Los datos de diámetro, fórmula septal y número septal de los 7 ejemplares incluidos son los que siguen:

-LAII/6-6: 7mm, 4-5/4-4 (23).

-LAII/6-17: 9mm, 6-6/5-5 (28).

-LP1/7-1: 9mm, 6-6/5-5 (28).

-LP1/7-53: 1ª, 3,7mm, 3-3/3-3 (18); 2ª, 7mm, 4-5/5-4 (24); 3ª, 10mm, 5-5/5-5 (26).

-LAI-101:1ª, 3,5mm, 3-3/2-2 (16);2ª, 6,5mm, 5-4/4-4 (23);3ª, 9,5mm, 5-5/4-4 (24). **Fig. 85-10, lám. XXIV-16.**

-LP2/8-90: 10,5mm, 5-5/4-4 a 6-5/5-4 (de 24 a 26). **Fig. 85-8, lám. XXV-10.**

-SSE/15-4: 1ª, 8mm, 5-5/4-3 (23);3ª, 11mm, 6-5/4-3 (24). **Fig. 85-9, lám. XXIV-15.**

Los ejemplares están caracterizados por una disposición antipinnada con presencia de fósulas alares, aunque amortiguadas hacia el cáliz, estructuras septales gruesas sin desarrollo de nodosidad o acuñaamiento y bases septales de contacto irregular, a veces indiscernible y a veces clavado.

Como en los otros grupos de *Rotiphyllum* se observa una tendencia a la apertura axial. Esta apertura presenta simetría aunque el desarrollo es diferente al descrito en *R. trochophylloides* en el sentido de que está desorganizada microestructuralmente.

Los ejemplares han sido dispuestos una vez más en la tabla según el desarrollo creciente

de la citada apertura axial.

Excepto LAII/6-6, que es considerado una forma juvenil, LAII/6-17, LP1/7-1 y LP1/7-53 son ejemplares casi cerrados, con un desarrollo septal irregular, fósulas alares presentes hasta el cáliz y una mayor inserción septal, quizás debido al escaso desarrollo axial.

A pesar de todo en todos ellos se observa cierta tendencia que se hace patente en LAI-101 y que alcanza su máximo desarrollo en LP2/8-90 y en SSE/15-4 (ver fig. 85).

La cavidad axial está rellena por estereoplasma lamelar desorganizado y no muestra hueco más que en la base calicular. La apertura de dicho hueco es anticardinal y está relacionada con un septo antípoda prominente.

El desarrollo de tábulas es escaso o nulo. Los septos menores están presentes a partir de la base calicular y sólo como crestas septales. Cuando aparecen ocupan una posición central.

La disposición en el cáliz acaba siendo casi radial, con longitudes septales igualadas y septos bien definidos axialmente. Dichos septos son de grosor medio y muestran un contorno recto de lados paralelos.

Internamente estos septos están formados por una LMN con tendencia a difuminarse en aquellos ejemplares abiertos axialmente (ver LAI-101o LP2/8-90 respecto a LP1/7-53). El estereoplasma es lamelar sin desarrollo de capa fibrosa externa. El tejido lamelar tiene escaso desarrollo de diedros, siendo más bien paralelo, aunque irregular.

Las bases septales pueden pasar de ser clavadas a quedar ligeramente difuminadas en el cáliz, en donde se observa una ligera tendencia a la nodosidad.

El ejemplar SSE/15-4 (fig. 85-9b) llega a desarrollar un proceso de rejuvenecimiento periférico bastante generalizado. En la nueva sección que se forma en el interior del cáliz antiguo ya abierto, vuelven a observarse LMN, cuando en la región calicular ya habían desaparecido.

*I-2-6-2) *Discusión.*-

CARRUTHERS, 1908, p. 30, define la variedad *R. densum*, como una forma de "*omaliusi*" algo más radial en el cáliz y con una fósula cardinal acuñada en lugar de abierta como en la especie principal.

Este autor (Opp. cit., p. 31) concluye que las relaciones entre *R. charlestonense* y *R. densum* son producto de un fenómeno de homomorfismo, dado que las formas típicas de ambas, se registran en edades muy diferentes (Viseense superior para la primera y Tournaisiense para la segunda).

HUDSON & FOX, 1943c, que redescubren *R. charlestonense* con material topotípico del Viseense superior de Yorkshire, en sus poblaciones también citan la presencia de formas cercanas a *R. densum*. Ellos distinguen ambas especies, en que la primera tiene una radialidad más acusada (recordemos que esta misma era la diferencia entre *R. densum* y *R. omaliusi*).

Por otro lado formas típicas de *R. charlestonense* han sido también citadas en el Tournaisiense Escocés (CARRUTHERS, 1908, p. 30).

Así, el rango estratigráfico de ambos grupos debe ser el mismo (aunque las formas típicas de uno y de otro aparecieran en el Tournaisiense para *R. densum* y en el Viseense superior para *R. charlestonense*).

Según el valor que le venimos otorgando a los rasgos citados, más en concreto al desarrollo de la radialidad, y a la observación de que en todas las poblaciones aparecen morfologías más o menos indiferenciadas que no deberían ser identificadas con especies más antiguas (recordemos el caso discutido en *R. sp. aff. omaliusi*), pensamos que las formas de *R. densum* del Viseense superior pueden ser claramente asumidas en la especie *R. charlestonense* y que otro tanto sucede con las formas identificadas como *R. charlestonense* en el Tournaisiense,

que en realidad entrarían en *R. densum* como formas más derivadas.

Sin embargo, dado que nadie ha descrito ningún otro carácter morfológico diferenciador entre ambos grupos que la citada radialidad, los únicos criterios que encontraremos en la bibliografía que pueden defender su existencia a la par, son los meramente poblacionales:

Así, en un conjunto más antiguo serán más corrientes las formas algo más pinnadas y por tanto primitivas (utilizamos *R. densum*), mientras que por el contrario, en poblaciones cada vez más modernas, serían más abundantes los individuos más radiales y por tanto derivados (utilizamos *R. charlestonense*).

Otros autores, (ver VUILLEMIN, 1986, WEYER, 1994) han utilizado *R. densum* para formas del Tournaisiense superior-Viseense inferior, que en el estadio adulto precálcular desarrollan radialidad y septos claramente nodosos. Dado que ni en el texto ni en las figuras originales de CARRUTHERS se indica o se muestra ninguna tendencia a la nodosidad y/o engrosamiento de las bases septales, pensamos que *R. densum* no debe ser utilizada para ejemplares nodosos, ya que dicho carácter se considera diagnóstico de *R. rushianum*.

Para dar una opinión definitiva sobre si realmente los taxones tratados son el mismo o son distintos y, en caso de serlo, en qué consiste dicha diferencia, deberíamos conocer a fondo poblaciones mayores de todas las edades citadas y estudiar la variabilidad de los rasgos de una manera integral y exhaustiva, y sin partir de un modelo previo.

Los ejemplares incluidos en este grupo han sido relacionados más con *R. charlestonense* que con *R. densum* por dos principales razones:

-En caso de sinonimia, sería *R. densum* el que desaparecería, ya que es una especie definida con posterioridad.

-En caso contrario, el grupo estratigráficamente más cercano al nuestro es también *R. charlestonense*.

Sin embargo esta especie está descrita como típicamente cerrada en el eje, mientras que nuestro grupo muestra una clara tendencia a la apertura axial. A este respecto, HUDSON, 1944a, pg. 358, describe un ejemplar de Rylstone (edada S2-D1), clasificado como *R. cf. R. densum*, indicando un considerable desarrollo de la "estereocolumnilla", que podría corresponder a una región axial abierta y rellena de estereoplasma, a juzgar por la figura 6a, de la lámina 57 (como contrapartida, este autor también señala en el texto que los septos son nodosos, aunque esto, realmente, no es lo que se observa en las 2 secciones figuradas).

Esta diferencia en la estructuración de la zona axial, es la principal responsable de nuestra clasificación como *Rotiphyllum* sp. aff. *charlestonense*, dejando abierta la posibilidad de que la citada apertura axial pueda ser característica de una especie diferente, o bien que un estudio más profundo del material reestudiado por HUDSON & FOX, incluyera en su variabilidad algunas formas con zonas axiales similares.

Para concluir pensamos que este grupo incluye formas de rotifilidos que no llegan a desarrollar declaradamente ni nodosidad, ni acuñaamiento (son por tanto primitivos o simplemente ambiguos respecto a este carácter) aunque en ellos se repiten pautas morfológicas que aparecen simultáneamente en los demás grupos (apertura axial). Esto los convierte en una línea de evolución paralela, quizás más cercana a *R. omaliusi* por su pinnamiento residual, que el resto de los grupos estudiados.

***I-2-7) *Rotiphyllum? saleelasmiforme* sp. nov.**

-*Derivatio nominis*: el nombre específico hace referencia a la cercanía en algunos rasgos a formas del género *Saleelasma*.

-*Holotipo*: ejemplar SSE/18-58. Todos los demás ejemplares de SSE/18 son considerados paratipos.

-*Diagnosis*: Corales de tamaño pequeño y densidad septal alta (24-26SM para un diámetro medio de alrededor de 8,5mm), con forma trocoide y alargada. La disposición septal es fascicular antipinnada, con fósulas bien marcadas, que se amortiguan ligeramente hacia el cáliz y lado cardinal en la zona convexa. Muralla media relacionada con las bases septales mediante contactos netos que varían de irregulares a planos. Septos rectos con grosores moderados, de estructura tripartita en la que predomina claramente la capa fibrosa externa y las LMN, que normalmente se juntan en el eje. Zona axial cerrada, ocasionalmente celular, formada por las uniones septales de cada fascículo. Tábulas poco o nada desarrolladas. Septos menores poco desarrollados aunque centrales en su lóculus, apareciendo algo antes de la base calicular (primeramente los Km). Antes de la aparición de los verdaderos menores, puede existir desarrollo de falsos menores, discontinuos y adosados a alguno de los dos mayores adyacentes.

-*Comentario*: Los ejemplares estudiados corresponden a morfologías de organización primitiva cercana a *R. omaliusi* o a las formas más pinnadas de *Saleelasma alta*. La interrogación respecto a la denominación genérica responde precisamente a su posición ambigua entre ambos grupos, aunque en nuestra opinión, como ya expondremos en la discusión, ésta es más cercana a *Rotiphyllum*.

***I-2-7-1) *Material*.-**

El núcleo de la especie está formado por nueve ejemplares de la Sierra de la Estrella, pertenecientes al nivel 18 y uno al nivel 14 (este ejemplar es de los pocos del nivel 14 que fue recogido rodado y puede pertenecer a un nivel superior).

Además otro ejemplar, muy deformado por adaptación al sustrato, aparece en la muestra SSE/15', que corresponde a la asociación de CRSSD hallada en el interior hueco de una colonia gigante y cilíndrica de "Michelinia".

Afines a esta especie, comentaremos tres ejemplares de la unidad 4 de Los Santos, que poseen características similares, aunque algunos otros rasgos sean más típicos de la especie anterior, *R. sp. aff. charlestonense*. La inclusión de los citados ejemplares es de momento dudosa dentro del grupo.

***2-7-2) *Morfología externa* (fig. 91).-**

Los 10 ejemplares de SSE, que son en realidad los componentes reales de la especie (los tres especímenes de los Santos se consideran formas afines) tienen forma sujeta a una gran variabilidad. Así:

SSE-18-67 y 68, ejemplares pequeños y estrechos (no superan los 12mm de longitud), SSE/14-3, muy largo (30mm) pero estrecho y con el cáliz muy profundo, SSE/18-53 y 54, igualmente estrechos y largos (de 20 a 23mm de longitud) aunque esta vez con el cáliz somero (¿quizás erosionado?).

SSE/18-51, 56 y 57, algo más abiertos para la misma longitud y cáliz medio.

SSE/18-23, ya trocoide (corto y más abierto) y de cáliz superficial.

y SSE/15'-6, un ejemplar de sección irregular (adaptación al sustrato).

Todos estos ejemplares pueden ser descritos en conjunto como formas ceratoides y bastante rectas (los 18-67 y 68 los consideraríamos juveniles) con un cáliz horizontal y más o

menos profundo (quizás los cálices someros son debidos a causas tafonómicas) y muralla externa lisa.

SSE/18-23 es mucho más abierto y somero que los demás, lo que coincide con sus diferencias en la morfología interna y SSE/15'-6 correspondería a un ejemplar con un crecimiento anómalo dentro del conjunto (18-23 también muestra adaptación al sustrato en la región apical).

Los ejemplares de Los Santos entran perfectamente en una forma ceratoide y recta y externamente al menos podrían incluirse con los demás.

***Morfología interna.-**

Los datos de diámetro, fórmula septal y número septal, de los ejemplares son los que siguen:

- SSE/18-68: 1ª, 2,5mm, 2-3/2-3(16); 2ª, 4mm, 3-3/4-4 (20); 3ª, 6mm, 3-4 /4-4 (21).
- SSE/18-53: 1ª, 3,8mm, 3-3/3-2 (17); 2ª, 7mm, 4-4/3-3 (20).
- SSE/18-56: 1ª, 3mm, 3-3/2-2 (16); 4ª, 7mm, 5-5/4-4 (24). **Fig. 89-7, lám. XXIV-19.**
- SSE/18-67: 2ª, 3,9mm, 3-3/3-3 (18); 4ª, 7,5mm, 5-5/4-4 (24).
- SSE/15'-6: D. aprox. 8mm, F. ? (26SM). **Lám. XXIV-17**
- SSE/18-54: 1ª, 4mm, 3-3/3-3 (18); 4ª, 8,3mm, 5-6/4-3 (24). **Fig. 89-9.**
- SSE/14-3: 1ª, 6,5mm, 4-4/3-3 (20); 2ª, 8,7mm, 5-5/3-3 (22). **fig. 89-6, lám. XXIV-18.**
- SSE/18-58: 1ª, 4,6mm, 4-5/3-3 (21); 2ª, 7,5mm, 6-6/4-4 (26); 3ª, 9mm, 6-6/4-4 (26). **Holotipo. Fig. 89-10, lám XXIV-20.**
- SSE/18-51: 1ª, 4,3mm, 3-3/3-3 (18); 5ª, 10mm, 5-5/4-4 (24). **Fig. 89-8.**
- SSE/18-23: 1ª, 5mm, 4-3/3-4 (20); 2ª, 6,5mm, 4-5/4-4 (23); 3ª, 8,7mm, 5-6/4-5 (26); 4ª, 12,5mm, 7-7/5-5 (30). **Fig. 89-11.**
- SC/3-21: 8,7mm, 7-7/3-4 (27). **Fig. 89-5.**
- SC/3-25: 8mm, 6-6/4-4 (26).
- LAI-35: 9mm, 7-7/5-4 (29).

Los ejemplares de SSE/18 tienen caracteres bastante homogéneos, que son los que hemos utilizado para la diagnosis. Más o menos todos ellos alcanzan cierta disposición radial, ligeramente antipinnada y asimétrica, a pesar de las diferencias en diámetro que varían entre 6 y 10mm (con la excepción de SSE/18-23, que llega a más de 12mm, fig. 89-11b).

La aceleración antípoda es sólo moderada, apareciendo únicamente en las fases adultas, y acompañado de un desarrollo considerable de los sectores cardinales (una media de 4 metaseptos, por 5-6 metaseptos en los cuadrantes antípodas).

La evolución de la región axial puede pasar por un estadio celular previo a la base del cáliz en los ejemplares de mayor tamaño. Esto sucede en SSE/18-51 (fig. 89-8) y por supuesto en SSE/18-23, en el que llega a formarse un anillo en la región axial, estructura intermedia entre una verdadera apertura y un eje celular en sentido estricto.

En el resto de los ejemplares, la región axial en la base del cáliz es masiva y está formada por finales septales que comienzan a abrirse microestructuralmente. De hecho en algún ejemplar (por ejemplo SSE/18-56, fig. 89-7d) se observa entrecortamiento incipiente de las LMN, fenómeno típico en la especie *Saleelasma alta*, mientras que en 18-53 y 54, formas ceratoides con el cáliz somero, podemos observar externamente una apertura incipiente que no llega a aparecer en lámina delgada.

Las convergencias con *Saleelasma alta* son también microestructurales. Así las bases septales presentan siempre contactos netos, en general variando desde ligeramente clavados a

planos. La muralla se acerca en algunos ejemplares, a una estructuración en zig-zag angular, aunque sin llegar al grado de organización observado en *Saleelasma*. Además dentro de la organización tripartita del septo, la capa fibrosa externa tiende a ser dominante, frente a una capa lamelar intermedia que incluso llega casi a desaparecer (por ejemplo SSE/18-51, fig. 89-8, o SSE/18-53).

Las secciones juveniles, son todas invariablemente fascicular-antipinnadas, con fósulas muy desarrolladas. A pesar del antipinnamiento y las fósulas, los sectores están sumamente igualados en número de metaseptos. El desarrollo del septo cardinal llega a ser en estas secciones bastante importante y su fósula es abierta y ancha.

Hacia el cáliz, la fósula se va estrechando y alargando, carácter típico de muchos rotiphyllidos, pero el septo cardinal tiene una retirada tardía y en muchos casos la apertura calicular comienza claramente por la región antípoda.

Como contrapartida al septo cardinal, también el antípoda es conspicuo y en varios ejemplares llega a conformar una verdadera pseudofósula (ver SSE/18-51 fig. 89-8). En cualquier caso lo que es importante señalar es que nunca se llega a formar una tríada antípoda como en *Saleelasma*.

El desarrollo de los menores viene precedido de elementos carenales adosados a las bases de los septos mayores: se observan en SSE/14-3 (lám. XXIV-18), SSE/18-51, SSE/18-58 y con menor claridad en los demás. Otros ejemplares verifican una aparición de Km muy temprana (SSE/18-67). En cualquier caso cuando los septos menores aparecen, lo hacen esta vez en la mitad del lóculus, aunque en ningún caso llegan a superar el estadio de cresta septal.

Respecto a la morfología de esta especie, los ejemplares de los Santos muestran una mayor densidad septal para un diámetro similar, acompañada de una mayor aceleración antípoda (hasta los 8 metaseptos). Por contra, los ejemplares son más radiales y con una región axial irregular de carácter más bien celular, aunque exclusivamente formado por los finales septales irregulares provenientes de una disposición fascicular.

Los caracteres microestructurales de estos tres ejemplares los relacionan más claramente con *R. sp. aff. charlestonense* que con *Saleelasma alta*, puesto que la capa fibrosa prácticamente no se observa, frente a una capa lamelar intermedia preferentemente desarrollada y ligeros amagos de nodosidad.

Además en estos tres ejemplares no se observan elementos carenales similares a los descritos y los septos menores alcanzan un mayor desarrollo en los cortes caliculares (SC/3-25).

Figura 89.- Morfología interna en el plexo de *Rotiphyllum*.-

* *Rotiphyllum hudsoni*:

1.- LAII/6-14. Sección transversal.

3a-c.- LAII/6-12. Secciones seriadas.

* *Rotiphyllum sp. aff. omalioui*:

4a-b.- SSE/15-14. Secciones transversales.

* *Rotiphyllum? saleelasmiforme*.-

5.- SC/3-21. Sección transversal.

7a-d.- SSE/18-56. Secciones seriadas.

9a-b.- SSE/18-54. Secciones transversales.

11a-b.- SSE/18-23. Secciones transversales.

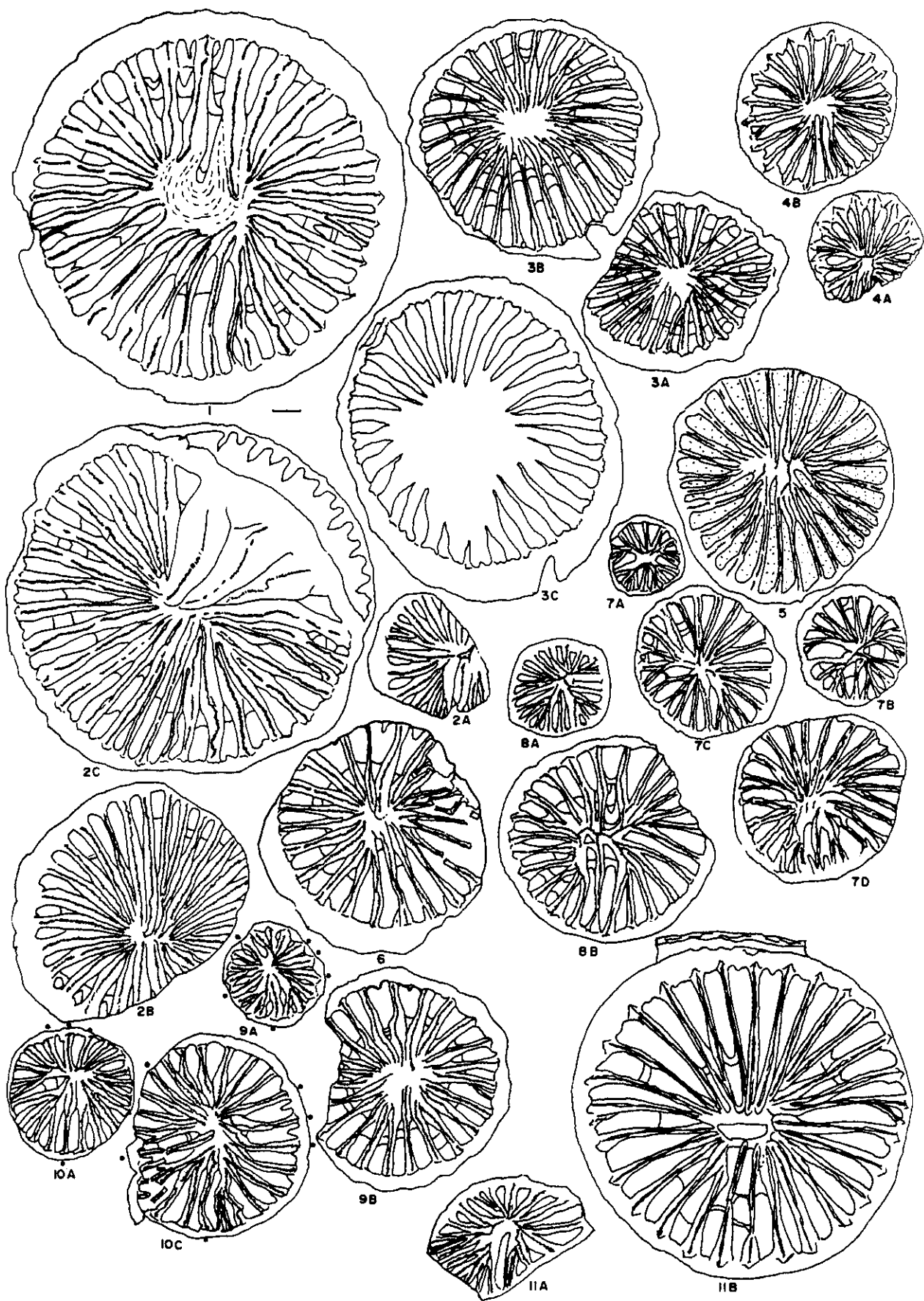
2a-c.- SC/3-3 (holotipo). Secciones seriadas.

6.-SSE/14-3. Sección transversal.

8a-b.- SSE/18-51. Secciones transversales.

10a-b.- SSE/18-58 (holotipo). Secciones transversales.

La escala es la misma para todos los ejemplares: 1 mm.



***I-2-7-4) *Discusión*.**

Los ejemplares que definen la especie, tienen rasgos morfológicos que los situarían en las cercanías o asociados a *R. omaliusi* e incluso *R. ambiguum*. Sin embargo los caracteres microestructurales (recordemos que *R. omaliusi* es claramente lamelar con bases septales clavadas) y la aparición de rasgos como los elementos carenales previos a los septos menores, y el gran desarrollo de la organización fascicular, hacen pensar en *Saleelasma alta*, de la cual se diferencia claramente por la ausencia total de tríada antípoda y por no desarrollar septos menores adosados y/o contratingentes.

Respecto a *Saleelasma* es curioso el hecho de que los ejemplares de Los Santos, en donde se desarrolla principalmente *Saleelasma alta*, son los que menos se relacionan con esta forma, mientras que los ejemplares de SSE, en donde sólo han aparecido un par de ejemplares y uno de ellos dudoso, sean realmente los más cercanos a la citada tipología.

Además de las formas citadas, los ejemplares estudiados también son cercanos a *Zaphrentites* de Los Santos, con diferencias respecto a la aceleración antípoda mucho más desarrollada en Z., una disposición fascicular-antipinnada en lugar de pinnada en Z, un esquema tripartito claramente desarrollado en Z, etc... (ver descripción de *Zaphrentites* sp.).

Otras formas similares podemos encontrarlas en los ejemplares menos derivados de *Claviphyllum? sandoi* sp. nov., principalmente en aquellos cortes caliculares como el de SSE/18-56, en el que se observa un retirada anticardinal similar a la de los citados ejemplares de *C.? sandoi* (recordemos las secciones de LP1/7-43).

La distinción y estudio de estas formas intermedias entre *Saleelasma* y *Rotiphyllum* son realmente interesantes pues indican una relación directa entre dos grupos que actualmente se encontrarían incluidos en familias separadas (ver discusión en *Saleelasma*).

***I-2-8) *Rotiphyllum? petraiaforme* sp. nov.**

-*Holotipo*: PÑ/4-19. Los otros dos ejemplares son designados como paratipos.

-*Derivatio nomini*: por su parecido con el género *Petraia* MÜNSTER, 1839.

-*Diagnosis*: "Corales estrechos y cilíndricos (no más de 7mm de diámetro máximo y longitudes por encima de los 20mm) con disposición septal fasciculada, septos menores contratingentes y tabulario bifurcado. Los finales septales de los septos que dominan cada fascículo se encuentran en el eje, que es por tanto cerrado y con aspecto celular debido a las numerosas tábulas y a los finales septales de aquellos otros septos que no alcanzan el eje. La muralla externa es lamelar de estructura simple y laminar, pudiendo llegar a producir bases septales continuas. El mesoplasma septal consiste en LMN totales y el estereoplasma, íntimamente relacionado con la construcción de las tábulas, es casi por completo fibronormal.

***I-2-8-1) *Material*.**

Tres ejemplares recogidos en distintos niveles de los afloramientos de Peñarroya, situados en la continuación hacia el Noroeste de la banda Carbonífera intermedia y datados por MAMET & MARTÍNEZ, 198?, como Viseense superior. Estos niveles corresponden a una antigua cantera hoy en día rellena por escombros de las minas cercanas de Carbón (ver descripción más detallada en el capítulo en el que se analiza la geología de los diferentes afloramientos).

Sus siglas son PÑ/1-2, PÑ/1-13 y PÑ/4-19.

Los ejemplares están asociados a envueltas algares, a pesar de que sus matrices sean diferentes (grainstone para 1-2, packstone para 1-13 y wackestone muy arcillosa para 4-19).

***I-2-8-2) Morfología externa.-**

Los tres ejemplares tratados estaban incluidos en la roca y no podemos dar dimensiones exactas, ya que además no eran restos completos. A pesar de todo, los cortes seriados demuestran que se trata claramente de formas cilíndricas y estrechas de cáliz poco profundo. La muralla externa, es gruesa y lisa en 4-19 y de grosor moderado y ligeramente ondulada en los otros dos.

No se observan procesos de adaptación al sustrato (no es seguro porque los ejemplares no están completos) aunque 4-19 sí muestra rejuvenecimientos periféricos.

***2-8-3) Morfología interna (lám. XXVI-2, 3 y 4).-**

Los datos de diámetro, fórmula y número septal de los tres ejemplares analizados son los siguientes (las secciones de algunos ejemplares son ovales debido a que los cortes son ligeramente oblicuos):

-PÑ/4-19: 1ª, 5,7 x 7,5mm, 3-3/3-3 (18); 2ª, 6,5 x 7mm, 3-4/3-3 (19); cáliz, 6,2mm. **Holotipo.**

-PÑ/1-2: 1ª, 5 x 5,5mm, 3-3/1-1 (14); 2ª, 6 x 6,5mm, 3-3/2-2 (16); sin cáliz ni ápice.

-PÑ/1-13: 1ª, 5,7mm, 4-4/2-2 (18); 2ª, 6,2mm, 4-4/2-2 (18, muy irregular); sin cáliz ni ápice.

La longitud de los fragmentos estudiados se acerca a los 20mm de diámetro, lo cual si tenemos en cuenta el bajo valor del diámetro (sobre los 6mm) y el escaso aumento del mismo entre los extremos de cada ejemplar, nos indican, como decíamos en el apartado anterior, una forma claramente cilíndrica.

La disposición septal en todos los ejemplares es fascicular, con una densidad septal media si atendemos a los septos mayores, pero claramente elevada (casi el doble) si contamos los menores contratingentes, que alcanzan entre 1/2 y 2/3 de la longitud de los mayores.

Los dos ejemplares del nivel 1, (PÑ/1-2 y PÑ/1-13, lám. XXVI-2 y 4 respectivamente), son formas de septos muy finos, sin casi desarrollo de estereoplasma. En estos ejemplares, claramente petraiiiformes, las tábulas son abundantes y de carácter biforme. Algunos finales septales se encuentran en el eje, mientras que otros quedan ligeramente retrasados conformando una región axial cerrada y de aspecto algo celular.

En 1-13 (lám. XXVI-4) la disposición petraiaforme llega a desestabilizarse, quizás por un proceso de gerontismo, de modo que los septos son de trazo irregular y la contratingencia no es completa en algunos sectores. En 1-2 (lám XXVI-2), sin embargo, la organización de tábulas y septos es perfectamente simétrica.

La microestructura de ambos ejemplares presenta LMN completas en todas las regiones observadas. Dichas LMN, que en algunos sectores están desnudas, se ven recubiertas en otras zonas (principalmente hacia las bases septales) por una fina capa de estereoplasma fibronormal, que en las regiones basales más anchas puede tener algún elemento lamelar.

La muralla es de microestructura enteramente lamelar y de estructura sencilla, en la que las lamelas se disponen paralelas a las ondulaciones suaves de la superficie externa. Los contactos entre las bases septales, o mejor dicho, entre el exíguo estereoplasma fibroso y la muralla, es neto y a pequeña escala el perfil septal es levemente acunado.

El ejemplar elegido como Holotipo, 4-19 (lám. XXVI-3), tiene estructuras septales mucho más gruesas y septos menores algo más cortos. Sin embargo la relación entre este y los demás, es muy clara al observar la sección precalicular, en la que el estereoplasma septal comienza a retirarse, formando numerosas tábulas, de grosor irregular.

La microestructura de este ejemplar es similar a la de los anteriores con las únicas

variaciones que se derivan de un mayor grosor de las estructuras.

Así la muralla externa alcanza mayor espesor, pero sigue siendo completamente lamelar y de construcción simple. Como hemos descrito en otros rotiphyllidos, dicha muralla al engrosarse provoca que por un lado se formen láminas que pueden quedar separadas por rejuvenecimiento periférico, y por otro lado que dichas láminas se ondulen considerablemente en las cercanías de la raíz septal de modo que produzcan finalmente bases continuas y engrosadas similares a las descritas para *R. aff. rushianum*.

El tejido lamelar a ambos lados de cada LMN, aún perdura algo en la longitud septal en dirección hacia el eje, pero la microestructura del estereoplasma septal es mayoritariamente fibronormal, al igual que sucedía en los casos anteriores. Dicho tejido fibroso se retrae con mayor asiduidad en las cercanías del cáliz creando numerosas tábulas de grosores diferentes y conformando una región axial de aspecto celular. En algunos septos, este recubrimiento estereoplásmico demuestra por su asimetría e irregularidades, estar más relacionado con la formación de tábulas, que con una forma septal determinada.

***2-8-4) Discusión.-**

El ejemplar PÑ/4-19 fue en principio identificado sin más, como una forma pequeña y cilíndrica del grupo de *R. rushianum* principalmente debido a las características de la muralla engrosada y las bases septales. Sin embargo en un examen más detallado, en el que pudimos distinguir con claridad la naturaleza contratingente de los septos menores y el aspecto de una sección adelgazada en la base calicular, acabamos por relacionar este ejemplar con los otros dos claramente petraiaformes de la misma sección.

Las diferencias entre el Holotipo y tales ejemplares, pueden ser meramente ambientales, ya que cada uno proviene de una facies diferente. Por otro lado los otros dos especímenes son también diferentes entre sí, recordemos si no, las deformaciones septales en el corte superior de PÑ/1-13.

Sin embargo, si dichas variaciones son efectivamente ambientales, no podríamos decir realmente qué factores facilitan un desarrollo u otro, pues para responder en detalle a esta cuestión sería quizás necesario una mayor cantidad de material y un estudio más profundo de los diferentes niveles de este afloramiento, cosa que hoy por hoy no es posible, ya que como dijimos más arriba, está cubierto por derrubios de carbón.

Entonces, ¿porqué definir una especie con tan poco material en un afloramiento que no se puede recuperar?. Para nosotros lo interesante de estos tres ejemplares aparecidos en niveles del Viseense superior, es su gran parecido con el género Silúrico-Devónico *Petraia* y la relación que creemos bien fundada con *Rotiphyllum*.

Estos ejemplares vendrían a ejemplificar una vez más un caso muy llamativo de homomorfismo, en el que, de ser cierta la relación propuesta, parece sugerirse que la morfología y disposición septal en CRSSD tiene unos pocos planes generales (morfortipos) que se repiten una y otra vez a lo largo del registro sin implicar que los grupos con la misma forma deban corresponder al mismo taxón.

Estos tres ejemplares son la tercera morfología con septos menores contratingentes que hemos relacionado con el grupo de *Rotiphyllum* (los otros dos son *Duplostella* y *Saleelasma*). En todos los casos y cada uno de un modo particular y diferente, la contratingencia provoca que la relación con *Rotiphyllum* deba ser considerada como incierta, y en general, lo más posible es que estemos ante un género diferente.

De los tres grupos contratingentes, esta especie sería la menos alejada del género *Rotiphyllum* ya que la citada contratingencia sería casi la única diferencia. Es por ello que lo

hemos incluido como un *Rotiphyllum* aunque seguido de interrogación.

***I-3) Discusión general para el grupo de *Rotiphyllum*.**

En realidad ya hemos ido comentando a lo largo de todas las discusiones particulares las relaciones entre unas especies y otras. Aquí nos limitaremos a hacer consideraciones generales respecto a los rasgos elegidos para la construcción del cuadro circular adjunto (fig. 90) y porqué razón estos pueden ser mejores que otros.

La idea clave que queremos transmitir con el cuadro circular adjunto consiste en la identificación de líneas paralelas de diferenciación que son similares y cuya principal distinción consiste en el modo microestructural de construir las mismas estructuras.

Los dos puntos especialmente valorados en este trabajo se refieren por un lado al marginario y forma septal y por otro lado al desarrollo de la región axial, llamada por otros autores, estereocolumnilla.

En cuanto al primer punto:

a) Las bases septales continuas (es decir sin contactos netos con la muralla), engrosadas y con forma calicular lanceolada, se corresponden a una forma septal nodosa y finalmente a un tipo microestructural marcadamente lamelar, en el que el septo se origina directamente a partir de ondulaciones en la muralla externa. Esta tipología se observa en las formas nodosas, todas ellas íntimamente relacionadas con *R. rushianum* (menos quizás *R. ? petriaforme*) y observadas desde el Tournaisiense superior.

b) Las bases septales engrosadas, planas y netas, con forma calicular triangular, se corresponden con una forma septal acuñaada ("wedge shaped" en HUDSON, 1943b), que se afina hacia el eje y cuyo tejido es predominantemente fibroso. En dicha tipología la secreción de los septos y la muralla es claramente independiente y la muralla pasa a tener una estructuración compleja y separada de la base septal. Esta estructuración es típica en *R. costatum* (como ya fue señalado por HUDSON, 1943b) y quizás una tendencia similar, intermedia con *R. omaliusi*, se observa en formas del Viseense superior, como son *R. intermedium-granulatum-thomsoni* (HUDSON & FOX, 1943)³.

Interpretamos que la diferencia entre ambas tipologías, que finalmente dan lugar a formas externa e internamente similares, consiste en la dependencia-independencia de bases septales y muralla.

La tipología nodosa, da un septo calicular lanceolado, porque así lo marcan las ondulaciones murales vecinas correspondientes a los septos menores incipientes.

La tipología acuñaada da, sin embargo, un septo calicular triangular, porque el engrosamiento no proviene de la ondulación mural, cuyo desarrollo es ortogonal y claramente diferente. Además, en estos septos el desarrollo de menores adyacentes prácticamente ha desaparecido por completo.

Pero, ¿qué relación existe entre ambas tipologías?. En realidad, un septo nodoso tiene una forma general tan acuñaada como la del septo acuñaado, aunque su contorno pueda ser más

Otra especie que presenta bases septales de forma externa aparentemente similar en el cáliz abierto, es *Saleelasma alta*, sin embargo en este caso la estructura de dichas bases es radicalmente diferente, pues están formada por la fusión de septo mayor y su menor adyacente (ver descripción de la citada especie). Aunque estos septos "dobles" nunca llegan a desarrollar tanto grosor como los de un verdadero rotiphyllido, la forma es tan cercana que si no atendemos a observaciones detalladas de L.U. y secciones seriadas, sería muy difícil distinguir objetivamente ambos grupos.

irregular y ondulado e internamente la microestructura sea diferente. Ambas tipologías corresponden por tanto, a formas septales que se afinan hacia el eje, hecho que resalta más la zona axial masiva.

Así podríamos decir que la forma general de un septo rotiphyllido se afina típicamente hacia una zona axial que puede tener aspecto masivo. La diferencia entre un grupo y otro dentro del género sería el modo microestructural en el que se construye dicha forma. Esta diferencia implicaría diferencias de ritmo y velocidad de secreción entre las distintas regiones implicadas, principalmente entre la muralla externa y los septos.

Que ambas tendencias están genéticamente relacionadas y son claramente cercanas se evidencia mediante grupos como la especie nueva *R. hudsoni*, que aunque más cercana al grupo de *R. costatum*, se mantiene intermedia, con desarrollo de septos caliculares lanceolados y una forma septal cuyo acunamiento axial es menos evidente.

Pensamos que la línea de diferenciación que da lugar a septos acunados de base neta y plana, surgiría directamente de las formas simples propias del morfotipo "omaliusi", con bases septales clavadas y que puede ser por tanto considerada paralela a la línea de diferenciación que da lugar a septos nodosos.

Seguramente esta última línea desaparecería en el Viseense superior, mientras que el grupo de *R. costatum* podría dar lugar a las morfologías "rotiphyllidas" pero de microestructura fibronormal, descritas en formas del Carbonífero superior de la cordillera Cantábrica (RODRÍGUEZ, 1984, o RODRÍGUEZ & KULLMAN, en prensa) o incluso ya en el límite Viseense-Namuriense Alemán (ver WEYER, 1981). La existencia de dicha línea de variación, sería la explicación de formas aún minoritarias, pero características de nuestro plexo, como son SSE/14"-14 y 17.

Según esta idea, no todo el plexo de *R. costatum* es homogéneo en el sentido fibronormal, pues la línea de diferenciación principal dentro del grupo indica más una apertura mesoplásmica correlacionable con la apertura axial. De hecho SSE/14"-14 también presenta apertura axial, que aunque discontinua, ya indica que existe una diferencia, ya que al mismo desarrollo (apertura axial) corresponde una microestructura diferente (casi completamente fibronormal en SSE/14"-14 frente a la microestructura abierta de SSE/18-13).

Respecto al plexo nodoso, la existencia de formas "trochophylloides" con apertura axial simétrica⁴ entre los ejemplares de SSE, caracteriza el grupo de *R. rushianum* respecto a los plexos de edades anteriores (las formas nodosas están presentes desde el Tournaisiense superior). A pesar de que aperturas similares ya se describen en el Viseense medio inglés (parte alta) si no antes, en ningún caso dichas morfologías alcanzan tanta simetría, ni llegan a desarrollarse en tamaños tan pequeños (ver discusión).

Si realmente *R. rushianum* y sus especies asociadas, o mejor dicho, el modelo nodoso, desaparecen en el Viseense superior, la tendencia representada por *R. trochophylloides* nos indicaría que el desarrollo de simetría y la apertura axial regular son las disposiciones más derivadas dentro del grupo.

La región axial masiva, llamada también estereocolumnilla (en nuestra opinión incorrectamente), es menos importante, a excepción de los casos, como el de *R. trochophylloides*, en el que se desarrolle con simetría y hueco axial pseudoaular.

Al igual que en otros casos, como por ejemplo en *Ufimia bradbournensis*, la adquisición de una simetría bilateral claramente marcada es considerada en esta Tesis como un rasgo derivado respecto a una disposición asimétrica irregular. Esto se basa en la idea de que algo fijo y regular como el desarrollo simétrico, surgiría como una determinación o fijación dentro de un grupo en el que dicho carácter es libre o indeterminado y por tanto primitivo.

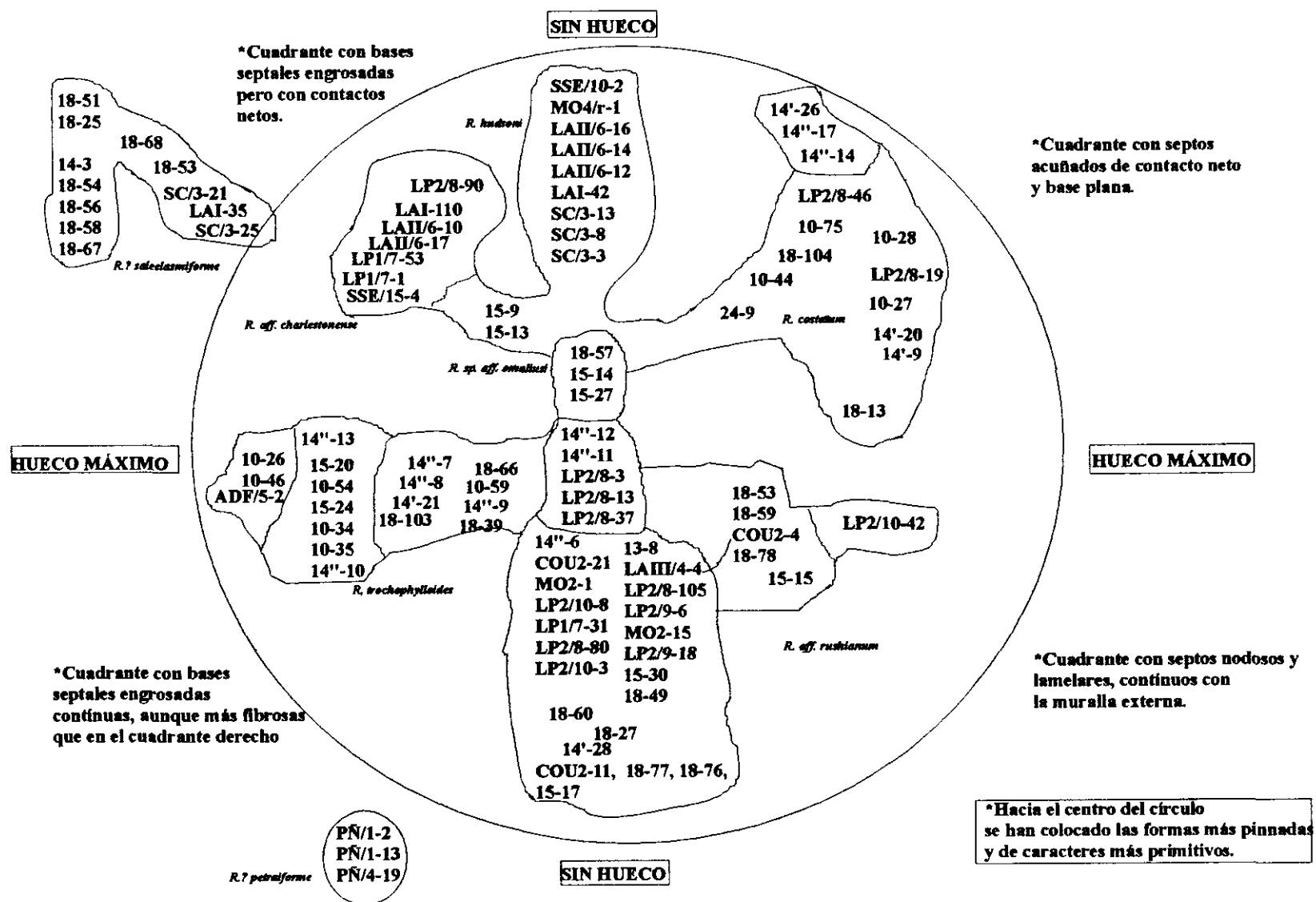


Figura 90: Variabilidad y relaciones morfológicas en las especies de *Rotiphyllum* presentes en Sierra Morena.

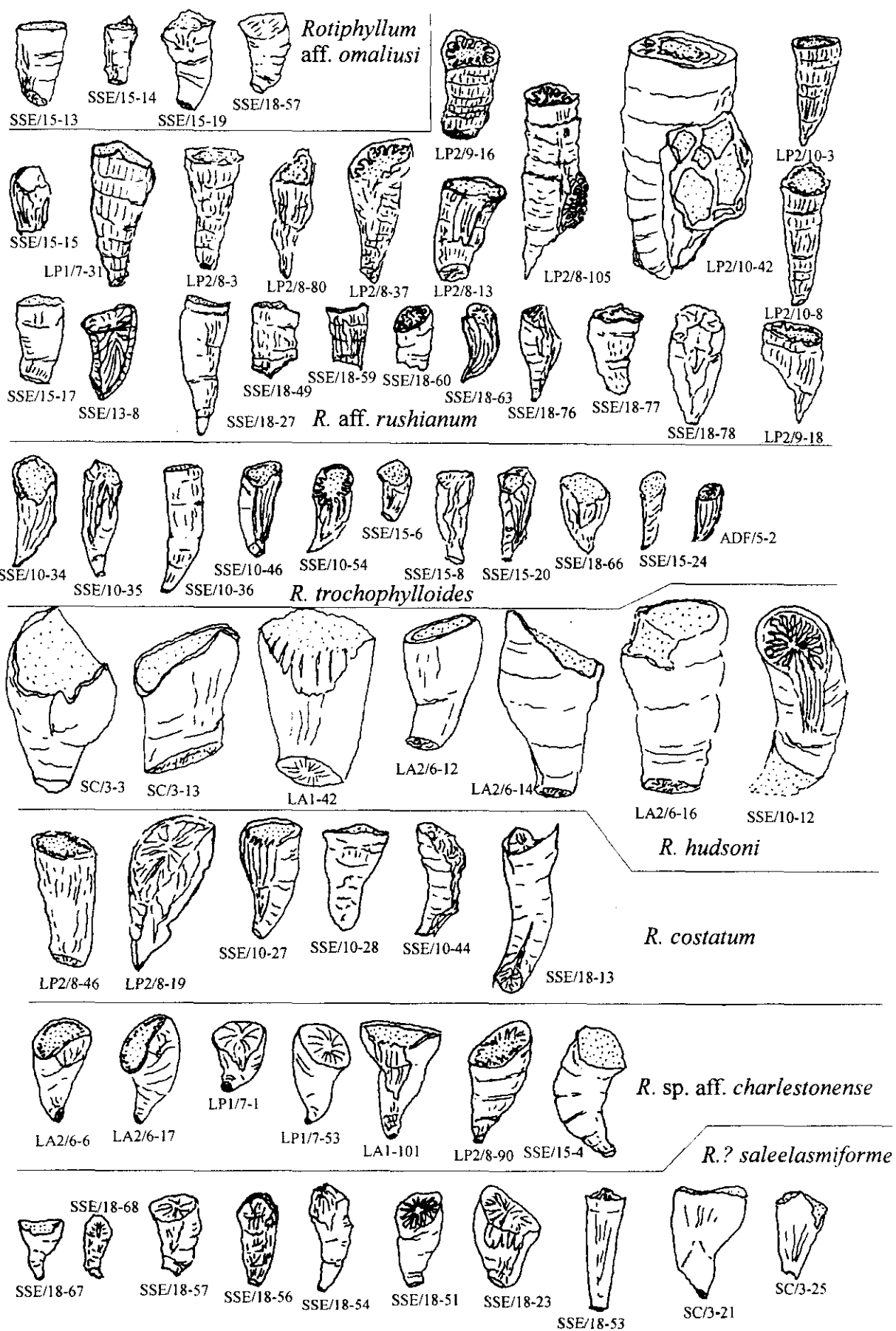


Figura 91: Formas externas en *Rotiphyllum*.

De este modo, tanto *R. costatum* como *R. rushianum* muestran un desarrollo similar en parte de sus ejemplares de modo que tanto sus regiones axiales como en mayor o menor medida los mesoplasmas, pueden llegar a abrirse hacia el cáliz.

La región axial abierta, está formada por una masa más bien desorganizada de tejido estereoplásmico, con dirección de acrección centripeta. En muchos casos puede observarse que esta masa podría provenir de algunos finales septales fusionados y abiertos en el eje, es por esto que la secreción no llega a mostrar una mayor organización, ya que depende de la organización previa del aparato septal, que como hemos descrito, es en general radial asimétrica, con ligeras componentes de giro.

Estas regiones axiales abiertas, no son nunca iguales, ni en tamaño ni en forma, aunque en general su mayor desarrollo se verifica en el cáliz. La falta de simetría es quizás la responsable de que no lleguemos a observar en ningún caso la formación de un verdadero hueco axial. Es por tanto, más lógico pensar que no es rasgo diagnóstico, aunque su presencia en un plexo de variación con otra serie de rasgos característicos, sí puede ser importante.

La correlación entre la apertura mesoplásmica y la apertura axial, observada principalmente en *R. aff. costatum*, es equivalente a la observada en otros taxones de esta Tesis e implica un cambio en las velocidades de secreción, vertical o mesoplásmica respecto a la transversal o estereoplásmica. El hecho de que sea en *R. costatum* donde mayor desarrollo alcanzan las aperturas quizás se deba a que es en dicho grupo en donde ya de por sí la secreción está más compartimentada.

La conclusión de todo lo dicho hasta el momento, es que parecen distinguirse dos grupos principales dentro de un gran plexo de variación; grupos que estamos tentados de identificar como posibles subgéneros. Para una propuesta formal deberíamos antes comprobar muchas de las suposiciones realizadas, sobre todo respecto a los datos bibliográficos incompletos (aspecto de los septos en el cáliz abierto, verdadera naturaleza de las zonas axiales masivas u observaciones sobre la microestructura general de la mayoría de las formas estudiadas). Asociados a estos dos grupos encontramos otros de interpretación más dudosa (*R. ? petraiaforme*) o incluso interpretables como formas intermedias hacia otro género cercano (tal es el caso de *R. ? saleelasmiforme*).

Los rasgos que más claramente reflejarían el estado evolutivo de las diferentes especies sería su tipología microestructural, ya que los rasgos puramente morfológicos parecen repetirse en los niveles estratigráficos sucesivos. Así la historia evolutiva del grupo de *Rotiphyllum* equivaldría al estudio de la variación desde una microestructura puramente lamelar hasta un modelo totalmente fibronormal (formas del Carbonífero superior). Por supuesto, dicho estudio siempre debería estar apoyado en conclusiones estadísticas y no en caracteres de ejemplares aislados.

Capítulo VI-J

Grupo de *Ufimia* -

***J-1) Introducción general-**

Diferentes tipologías del género son habituales en nuestros afloramientos (llega a ser el grupo más abundante en Las Pilitas). Clásicamente, parte del mismo ha sido relacionado con *Zaphrentites* (CARRUTHERS, 1913, HUDSON, 1944b), pero en nuestros conjuntos ambas formas parecen excluirse.

Las formas observadas serán divididas en dos grupos principales, distinguidos principalmente por su mayor o menor relación con formas pinnadas. Esta división es en ciertos puntos, similar a la realizada por SCHINDEWOLF, 1942, también con dos grupos principales (el de *U. isophyllum* y el de *U. persymetricum*), aunque, como veremos, los criterios elegidos por nosotros son diferentes y no pretenden dar cuenta de todas las variantes observadas en el registro.

Ufimia STUCKENBERG, 1895, pag. 27

- *Especie tipo*: *Ufimia carbonaria*, STUCKENBERG, 1895; lectotipo elegido por FEDOROWSKI, 1973, pag. 112. Carbonífero de los Urales.

- *Diagnosis*: (traducción de la diagnosis de HILL, 1981, pag. F328) "Solitario, pequeño; en estado maduro, cuatro septos (alares y periantípodas) más largos, altos, gruesos y más ropaloides que otros; estados tempranos zaphrentoides; los finales ropaloides normalmente se hallan en contacto en el eje durante los estados intermedios de desarrollo, retirándose y llegando a ser libres axialmente en los estados adultos, con bordes distales lisos; los metaseptos más largos y gruesos suelen estar situados a la mitad del cuadrante; el septo cardinal y el antípoda se acortan progresivamente; septos menores rudimentarios o cortos; superficies tabulares altas y en forma de domo, axialmente deprimidas; sin disepimientos". Distribución: desde el Devónico inferior hasta el Pérmico superior.

***J-2) Grupo de *Ufimia carbonaria* STUCKENBERG, 1895: formas pinnadas.**

***J-2-1) Introducción.-**

En esta primera división incluimos todas aquellas formas de nuestras colecciones, que al igual que *U. carbonaria* o también *U. shunnerensis* HUDSON, 1944b, muestran un tipo de disposición septal pinnada, también observada en el género *Zaphrentites*. De hecho, la especie descrita por HUDSON fue incluida originalmente en el citado género y relacionada con otras especies típicas del mismo.

Respecto a los subgrupos definidos por SCHINDEWOLF (1942), las formas que vamos a describir, entrarían en el grupo de *U. isophyllum* y dentro del mismo, asociadas a la especie *U. schwarzbachii*, por otro lado, idéntica a *U. shunnerensis*, ya que, además de la semejanza morfológica, ambas especies coinciden en edad (Namuriense inferior de Europa occidental)¹.

Según los nuevos datos del escaso material asignable a la especie tipo del género (FEDOROWSKI, 1973), *Ufimia carbonaria* STUCKENBERG, 1895, esta especie también posee un

Ufimia shunnerensis es en realidad sinónimo de *Ufimia schwarzbachii*, ya que esta última fue descrita con anterioridad.

marcado desarrollo pinnado. Al ser *U. carbonaria*, la especie primeramente descrita, pensamos que es la más adecuada para encabezar nuestro epígrafe, subrayando de este modo que las formas que incluimos bajo él, son muy cercanas a la especie Carbonífero inferior ruso.

Una discusión sobre la relación de formas de este grupo con otras tipologías, tanto dentro del grupo de *U. isophyllum* como con las formas del otro gran conjunto, *U. persymmetricum*, o con el citado género *Zaphrentes*, será expuesta al final del capítulo, junto a las respectivas discusiones que justifican y diferencian los taxones utilizados.

* J-2-2) *Ufimia cerezoi* sp. nov.

-*Sinonimia*: Se incluyen en la nueva especie todos los ejemplares clasificados como *Ufimia* sp. en RODRÍGUEZ & FALCES (1992, pag. 187) y algunos más recogidos posteriormente en los mismos niveles de Las Pilitas, de donde proviene la mayor parte del material, además de algunos más, dispersos en otras localidades como Sierra Cabrera, La Alameda, Los Mogotes y la Sierra de la Estrella.

-*Derivatio nomini*: especie dedicada a Ramón Cerezo, amigo mío aficionado a la Paleontología, que ciertamente tuvo que ver con mi dedicación a los fósiles.

-*Diagnosis*: "*Ufimia* con forma trocoide, cuyos valores medios son 20-30 mm de longitud por 11-14 mm de diámetro máximo y 24 a 26 septos mayores. Fósula cardinal marcada, de posición variable, aunque principalmente situada en el lado cóncavo. Disposición pinnada a radial. Septos menores reducidos y centrados en el intersepto. Forma septal ropaloide y tábulas axiales y periféricas deprimidas. La región axial de la fósula puede quedar cerrada por los finales alares, definiendo hacia el cáliz un hueco independiente y libre de septos. Microestructura basada en LMN totales que pueden evolucionar hacia el cáliz, o bien como LMN intermitentes o bien como LMC incipientes y estrechas. Estereoplasma claramente lamelar (buen desarrollo de los diedros normales y escasa participación de la capa fibrosa externa) y bases septales de contacto neto y clavado en la muralla externa que es fina y lamelar".

-*Holotipo*: Ejemplar LP1/8-10. El resto de ejemplares de Las Pilitas son designados como paratipos. Localidad tipo: Las Pilitas, unidad 6 de la cuenca de Los Santos de Maimona, base del Viseense superior.

-*Comentario*: La especie que vamos a describir muestra ciertos parecidos con *Zaphrentes*, de modo que existen formas menos diferenciadas, que sólo llegan a ser identificadas como *Ufimia cerezoi* gracias a caracteres microestructurales y a tendencias morfológicas que aparecen sólo en estado latente. Sin embargo, las morfologías que consideramos más avanzadas dentro de la especie, están relacionadas con otras especies del grupo de *U. isophyllum*, como pueden ser *U. clavatum* SCHINDEWOLF, 1942 (Viseense superior Alemán) o *U. makowskii* ROZKOWSKA, 1969 (Tournaisiense superior de Polonia).

*2-2-1) *Material*.-

La gran mayoría de los 85 ejemplares incluidos en esta especie, provienen de la Unidad 6 de la Cuenca de Los Santos, tanto en las Pilitas como en Los Mogotes. En la Sierra de La Estrella existen formas similares en algunos aspectos, pero alejadas en otros. Dichas formas poco

numerosas y heterogéneas de la Sierra de la Estrella, serán tratadas en un epígrafe aparte, menos dos de los ejemplares (SSE/18-110 y **SSE/18-98**), que no pueden ser excluidos de la presente especie.

Aparte de SC/3-9 (algo diferente del resto) de la Sierra Cabrera en la unidad 3, LAI-15 (ejemplar juvenil) de la unidad 4 y LAII/6-19 (resto de un cáliz) de la unidad 5, el resto provienen íntegramente de la Unidad 6 (80 ejemplares, colocados por orden creciente de tamaños -ver esquema de formas externas-):

-LP1/7 (17 ejemplares): 58, 21, 20, 50, 51, 23, 54, 45, 28, 52, 29, 48, 30, 6, 44, 9 y 5. (los ejemplares 58, 50, 23, 54, 45, 52, 48 y 44 no tienen de momento lámina delgada aunque los cortes realizados son característicos).

-LP2/8 (22 ejemplares): 111, 114, 27, **81**, 82, 84, 10, 87, 26, 40, 43, 36, 104, 112, 7, 15, 92, 16, 51 y 99 (111, 114, 82, 104 y 51, al igual que en LP1/7, no tienen lámina delgada).

-LP1/8 (2 ejemplares): LP1/8-4 y **LP1/8-10**.

-LP2/9 (16 ejemplares): 3, 3', 13, 10, 15, 11, 17, 30, 20, 32, 27, 21, 29, 33, 39, 44 y 40 (15 sin lámina delgada, 20 ejemplar muy alterado y 27 y 21 sólo lámina longitudinal).

-LP2/10 (17 ejemplares): 13, 6, 5, **20**, 17, 19, 18, 9, 23, 21, 26 (ó 16), 25, 27, 33, 28, 40 y 32 (28, 13 y 21 sin lámina delgada).

-MO4/Ufimia (6 ejemplares englobados en la roca, 4, 5 y 6 sin lámina delgada): **1**, 2, 3, 4, 5 y 6.

Además de todos estos ejemplares incluidos en la especie asociamos también a la misma, aunque con interrogación, el ejemplar de la Sierra de la Estrella, SSE/15'-9, principalmente debido a criterios microestructurales, pues su morfología interna es confusa, ya que está afectado por grandes perforaciones y además desarrolla adaptaciones al sustrato que hacen que su geometría sea anómala (ver fig. 9-D ó lám. XXXIV-N). Sin embargo, como decíamos, su microestructura y tipología septal, similar al conjunto de *U. cerezoi*, es diferente de otras formas con adaptaciones al sustrato encontradas en el nivel 14' de SSE (ver más adelante *Ufimia* sp. 5).

A pesar de que todos los ejemplares han sido seccionados, la tabla de variabilidad confeccionada, sólo incluye aquellos ejemplares de los que se han realizado lámina o láminas delgadas transversales, unos 61 ejemplares en total. De todos ellos, 17 ejemplares han sido seleccionados para el estudio de la ontogenia, con la realización de cortes transversales sucesivos (de 3 a 5 secciones) y otros 5 para la realización de LU.

***2-2-2) Forma externa** (fig. 94).-

Las observaciones de este apartado pueden ser cotejadas con los esquemas de forma externa (ver figura 94) de la mayor parte de los ejemplares estudiados.

El conjunto de ejemplares que hemos incluido en esta especie presenta el siguiente rango de variación de tamaños y diámetros: las longitudes varían entre 15 y 40 mm, aunque la mayoría de los ejemplares se hallan en el intervalo de los 20-30 mm (sólo 11 por debajo de 20 mm y 10 por encima de 30 mm).

A estas longitudes corresponden unos diámetros que varían entre 10 y 13 mm en la mayor parte del conjunto, existiendo ejemplares mayores que alcanzan los 16 mm (por ejemplo LP2/9-44) o formas pequeñas que no llegan a los 9 mm (por ejemplo LP1/7-21).

Aunque los ejemplares más pequeños suelen corresponder a formas microestructural y morfológicamente interpretables como juveniles (por ejemplo LP2/9'-3), existen también casos de ejemplares con morfología y microestructura típicamente adultas pero que no superan el límite de los 10 mm de diámetro (por ejemplo, LP2/9-10), u otras con 12 o 13 mm, que siguen mostrando caracteres juveniles en su desarrollo calicular (por ejemplo LP2/8-43).

La forma externa es algo más trocoide que ceratoide (alrededor de un 60% trocoide frente a un 40% ceratoide), existiendo un sólo caso de ejemplar algo más cilíndrico (SC/3-9). Esta variación en la forma externa conlleva el que las series crecientes de diámetros máximos en los conjuntos de ejemplares de cada nivel, no coincidan exactamente con las series crecientes de longitudes.

La curvatura es irregular y variable, en general poco marcada (20 ejemplares sin curvatura, es decir la cuarta parte del total). La irregularidad en su desarrollo conlleva ligeros cambios en la posición del lado cardinal (ver tablas de variación de formas externas), que, aunque en un elevado porcentaje se sitúa en el lado cóncavo (47%), igualmente puede aparecer en alguna de las regiones laterales (36%) o incluso en la región convexa (16%).

Por otro lado los cálices, como corresponde a formas pinnadas, son profundos; en concreto el 45% de los ejemplares posee una profundidad aproximada de 1/3 del total, el 27,5% una profundidad de 1/2 y el 27,5% una profundidad de 1/4 (ver tablas de variación respecto a la profundidad de los cálices).

Como se observa en el cuadro adjunto (tabla de variabilidad de la longitud respecto a la profundidad del cáliz), existe cierta correlación entre longitudes mayores y mayor profundidad del cáliz. Los gráficos de frecuencia indican cómo los cálices someros (a 1/4) desaparecen a medida que las formas se hacen más largas y cómo sucede al contrario con los cálices profundos (a 1/2), más frecuentes en longitudes mayores.

La muralla externa es fina y en general lisa, aunque existe algún ejemplar con la región apical algo ondulada. No se observan casos de adaptación al sustrato y sólo un par de ejemplares muestran rejuvenecimientos en el cáliz (LP2/9-39 y MO4/Uf-1), aunque su efecto no es observable en la morfología externa.

***2-2-3) Morfología interna** (fig. 92 y 93-1 al 12, consultar también la lámina XVII-1 a 6).-

Las variables que vamos a analizar en este apartado se basan en el cuadro de variabilidad adjunto que figura al final del capítulo. En dicho cuadro hemos incluido todas aquellos caracteres sujetos a una variación importante, cuyas abreviaturas iremos explicando en el texto. A su vez hemos eliminado rasgos homogéneos, como puede ser el desarrollo de los septos menores o muchos caracteres microestructurales.

***2-2-3-1) Introducción .-**

El esquema básico de desarrollo consiste, como se indica en la diagnosis, en la diferenciación de los septos alares y periantípodas hacia el cáliz, a partir de estadios juveniles indiferenciados, de distribución principalmente pinnada.

En particular, la especie que estamos describiendo se caracteriza por estar dominada por una disposición pinnada hasta el cáliz, a la que pueden suceder o no ciertas transformaciones. La variabilidad del grupo consiste en el momento de aparición de dichas transformaciones, así como su mayor o menor desarrollo.

Una sucesión ideal de estados que describen la ontogenia sería como sigue:

a) Estadios juveniles compactos y de distribución pinnada. Alta velocidad de inserción septal y diferenciación incipiente de los protoseptos. El septo cardinal aún no comienza su reducción.

b) Estadios intermedios en los que se conforma la diferenciación definitiva en las longitudes septales. La inserción septal se ralentiza y el cardinal comienza a adelgazarse.

c) Estadios adultos en los que se produce la apertura de la estructura, con la aparición de

tábulas, septos menores y la formación de una fósula cardinal profunda y/o el desarrollo de una cavidad axial. Inserción septal prácticamente detenida y máximo desarrollo ropaloide. Además las LMN sufren procesos de apertura incipiente.

Como decíamos, dentro de este esquema general existen variaciones en cuanto al momento de desarrollo de unas estructuras y otras. En un extremo de la variación podríamos colocar a ejemplares como LP2/9-30 (fig. 92-5), de tamaño medio, pero con caracteres poco diferenciados (a los 10,5 mm de su cáliz, sigue mostrando una distribución pinnada con caracteres "ufimiodes" sólo incipientes) mientras que en el otro extremo podríamos situar a LP2/9-10 (fig. 92-7), que con un tamaño incluso algo menor, ha alcanzado ya el desarrollo más diferenciado posible respecto a la distribución pinnada juvenil.

**2-2-3-2) Disposición septal y criterios para la distinción entre formas enanas y verdaderos juveniles.-*

En relación con la disposición septal, hemos distinguido tres estadios en cuanto al grado de desarrollo de la distribución pinnada (alto, medio y bajo).

Un pinnamiento alto es observado en ejemplares o bien juveniles (alto-J, en la tabla) o bien menos diferenciados (alto-Z en la tabla -Z de *Zaphrentites*-). No siempre ha sido posible distinguir entre estas dos interpretaciones y en muchos de los ejemplares, como sucede en la mayoría de otros taxones propuestos, ambas son igualmente probables.

Dentro de un rango de tamaños restringido a formas con menos de 10 mm de diámetro, distinguiremos ejemplares juveniles como aquellos que:

- a pesar de no ser completamente compactos (es decir, con interseptos libres) no desarrollan tábulas ni septos menores,
- muestran una diferenciación septal normal para este rango de diámetros,
- poseen desarrollo ropaloide,
- los cuadrantes antípodos aún no tienen inserción acelerada,
- y la microestructura no ha sufrido diferenciación (LMN aún completas).

Casos claros de estos criterios, los constituyen ejemplares como LP2/9'-3 (fig. 92-6), LP1/7-21 (fig. 93-4), o LP2/10-6 (fig. 93-8).

Por el contrario, ejemplares pinnados con una diferenciación septal muy retrasada, escaso o nulo desarrollo ropaloide y aceleración de los cuadrantes antípodos, deben ser considerados ejemplares más o menos adultos pero escasamente diferenciados, como por ejemplo LP2/8-43 (fig. 92-3) o LP2/9-30 (fig. 92-5).

Dichos caracteres muestran gradualidad en su desarrollo y esto impide que los criterios propuestos puedan constituir un diagnóstico certero. Así ejemplares pequeños como LP1/7-21 (fig. 93-4) o LP2/9-10 (fig. 93-7), pese a su pequeño tamaño muestran caracteres avanzados, el primero dentro de un esquema más pinnado y el segundo, aún más claramente, dentro de un esquema radial (en ambos casos los cálices son poco profundos).

La existencia de estos ejemplares adultos pero enanos, complica aún más el diagnóstico sobre el estadio ontogénico observado y su relación con el tamaño.

Ejemplares de mayores tamaños, en los que la diferenciación septal, el desarrollo de tábulas y septos menores y la microestructura indican estadios claramente adultos, el pinnamiento aunque en la mayor parte de los casos está presente, se ve amortiguado y sustituido por cierta radialidad. Estos ejemplares han sido consignados como pinnamiento medio en la tabla y corresponden a ejemplares que desarrollan una amplia fósula cardinal (ver LP2/9-44 o LP1/7-5, fig. 93-2 y 1 respectivamente).

De las formas claramente adultas, es decir, tamaño más diferenciación morfológica, unas

cuantas no llegan a desarrollar fósula. Dichos ejemplares evolucionan a una geometría claramente radial y el hueco axial que corresponde al extremo de la fósula, queda aislado. Dichos ejemplares son consignados como de pinnamiento bajo (ver LP2/9-33, fig. 92-8 o LP2/10-32, fig. 93-5).

**2-2-3-3) Cortes juveniles de ejemplares adultos.-*

En los estadios juveniles y compactos se desarrolla la diferenciación de los periantípodas y los alares. En las citadas formas "enanas", ejemplares que llegan a ser más avanzados morfológicamente a un tamaño menor, esta diferenciación aparece al menos ya desde los 2,5 mm (LP2/9-10, fig. 92-7).

Sin embargo en otros ejemplares escasamente diferenciados, el carácter es tenue y puede retrasar su aparición hasta más allá de los 6 o 7 mm (LP1/7-5 o SSE/18-110, fig. 93-11 y 1 respectivamente). Aún así lo más normal es que el carácter sea ya observable entre los 3 y los 4 mm de diámetro (LP1/8-10, fig. 92-2).

En las secciones de menor diámetro, es normal que la disposición pinnada sea "alotropiofiloide", es decir, con los septos de los cuadrantes cardinales convexos hacia el propio cardinal y alargados hacia el eje. Este efecto queda normalmente más subrayado en los septos alares convexos y a veces fusionados, y en la mayor extensión de los cuadrantes antípodas (ver sección juvenil de LP1/7-51, fig. 92-4, o LP2/9-33, fig. 92-8, ó LP2/10-17, fig. 93-7).

Esta estructuración se desequilibra con facilidad, provocando una mayor longitud y desarrollo de los septos de un cuadrante cardinal respecto a los del otro, así como un giro de los periantípodas en uno u otro sentido (ver por ejemplo LP1/8-10, fig. 92-2).

Las asimetrías suelen amortiguarse hacia el cáliz. En algún caso estas asimetrías parecen correlacionarse con el desarrollo más o menos asimétrico de las fórmulas septales (ver LP1/8-10).

A pesar de las citadas asimetrías, el desarrollo de la inserción, tanto en las regiones apicales de individuos adultos como en los individuos considerados juveniles, se caracteriza por estar más o menos igualada en los dos hemisferios, antípoda y cardinal. Una fórmula típica del final de esta fase podría ser por ejemplo 4-3/3-4, de modo que los cuadrantes cardinales ya habrían alcanzado casi su número septal definitivo, entre tres y cuatro septos en cada cuadrante.

Algún ejemplar de gran tamaño, como puede ser LP2/9-40 (fig. 92-1), retrasa el comienzo de su diferenciación hasta completar la inserción cardinal (en este caso 5 septos en cada cuadrante) que no concluye hasta los 12 mm. Al igual que LP2/9-10 (fig. 92-2) es considerado una forma enana, en la que la aparición de los caracteres adultos es muy temprana, LP2/9-40 representaría el caso contrario, una forma gigante, en el que la diferenciación del estado adulto, tal y como lo hemos definido (aceleración en K, diferenciación en los metaseptos, etc...), se retrasa hasta un diámetro que muchos adultos no llegan a superar (12 mm), madurando después rápidamente, entre los 12 y los 16 mm de diámetro máximo.

**2-2-3-4) Fases intermedias y estado adulto.-*

A medida que aumenta el diámetro de la sección, se va perdiendo compacidad en la estructura y aparecen las tábulas y el desarrollo ropaloide de los finales septales. La creación de los huecos interseptales también conlleva la aparición de las crestas de los septos menores que en ningún caso llegan a alcanzar un desarrollo reseñable y por lo general quedan inmersos en la muralla externa.

**2-2-3-4-1) Tabulario y región axial.-*

Las tábulas tienen un desarrollo bastante variable aunque en general, sea cual sea éste, su máximo aparece algo antes de la base del cáliz (dentro de los ejemplares con cortes seriados

la única excepción es LP1/7-51, (fig. 95-4), con tábulas ya desde la primera sección con 4 mm de diámetro). El tabulario se divide en periférico y axial.

Las tábulas periféricas, siempre inclinadas hacia la muralla externa, pueden llegar a ser completas, aunque en general abundan los elementos tabulares de desarrollo independiente en cada intersepto.

Los casos en los que esto es más claro suelen coincidir con aquellos en los que la disposición radial llega a obliterar las fósulas, de modo que las tábulas no sufren mayores depresiones en estos interseptos. Lo dicho se cumple prácticamente siempre en el caso de las fósulas alares, que en la especie están poco o nada desarrolladas (únicamente en algún ejemplar juvenil sin casi tábulas como LP2/9'-3, fig. 92-6).

Sin embargo la obliteración de la fósula cardinal mediante un septo cardinal algo más persistente y tábulas no deprimidas sólo aparece en 8 o 9 ejemplares (ver LP2/9-10, LP2/9-33, LP2/10-17 o LP2/10-32, fig. 96-5), existiendo otros tantos a su vez, en los que la situación puede considerarse como intermedia (ver LP1/8-10 o LP1/7-6, fig. 96-3).

La región axial en tales ejemplares, suele quedar más o menos abierta y con la tendencia de aislarse del lóculus cardinal, de modo que asemeja a un aulos incipiente.

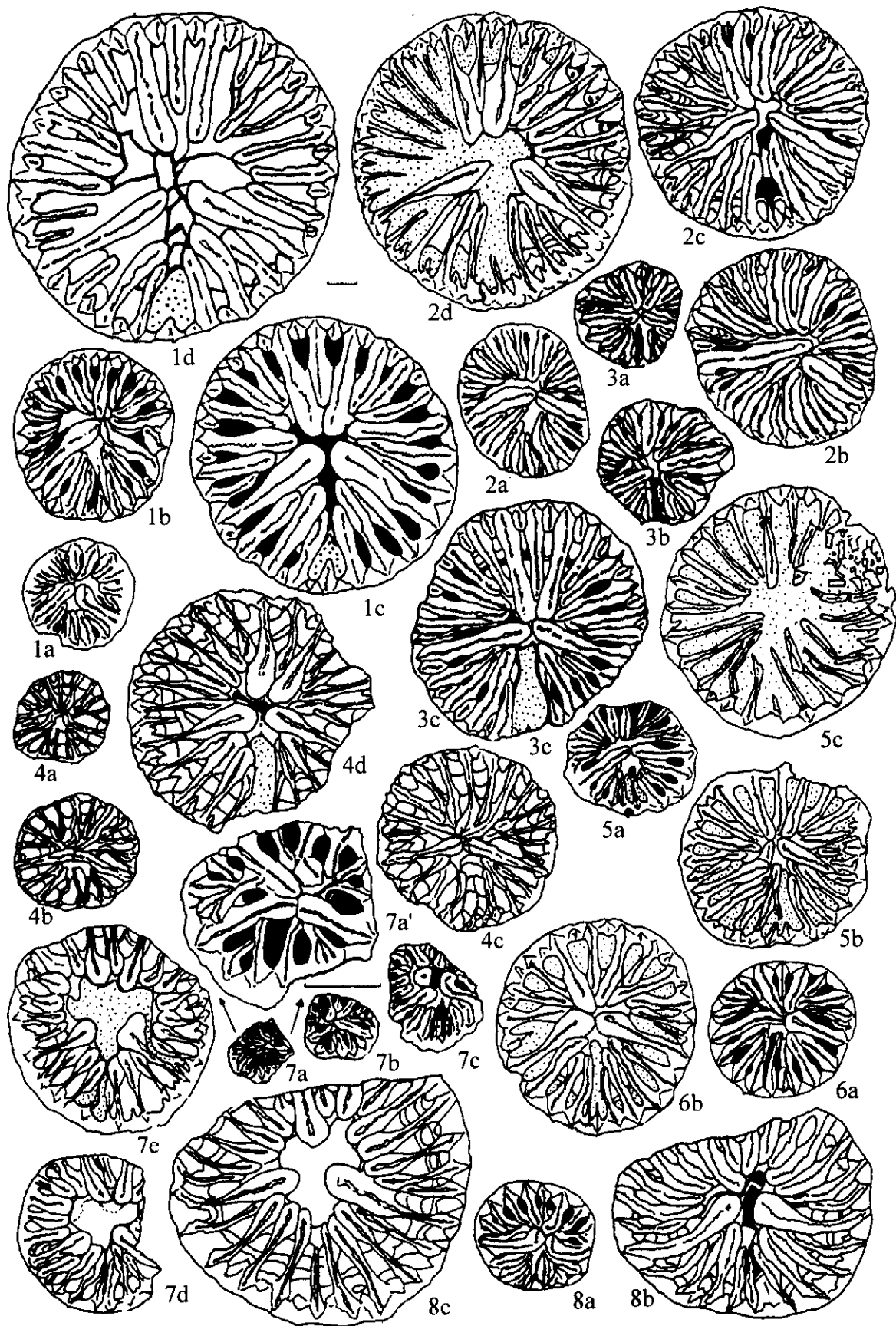
Este hueco axial (Hueco en la tabla) está reforzado por tejido lamelar estereoplásmico, responsable de la formación de las tábulas axiales. La irregularidad de dichas tábulas y el desarrollo escaso y restringido únicamente a la región precalicular del hueco (menos en el ejemplar LP2/9-10, fig. 92-7) aconsejan no denominar esta estructura como verdadero aulos, aunque los elementos presentes en la misma son siempre deprimidos y la dirección de acrección estereoplásmica es claramente centripeta, propia de tales estructuras (una vez más es desaconsejable utilizar el término clásico de estereocolumnilla cuando la región es aún compacta, ya que la acrección es hacia adentro y hacia abajo, propia de un hueco y no de una prominencia).

En el conjunto de los ejemplares el hueco axial no sólo aparece en los ejemplares sin fósula cardinal. Observamos claramente cómo ejemplares como LP1/8-10 (el holotipo) o LP2/9-44, fig. 92-4, desarrollan fósula, y tábulas abundantes y también hueco axial, aunque esta vez abierto. Ejemplares como LP1/7-5, fig. 93-1, con menos tábulas, desarrollan también hueco axial, esta vez de carácter semicerrado; por último ejemplares como LP2/8-43, fig. 92-3 (sin tábulas) o LP1/7-6, fig. 93-3 (con tábulas), claramente adultos, tienen sin embargo unos alares y periantípodas tan largos que cierran completamente el eje aún cuando la fósula cardinal está ya completamente abierta.

En dos ejemplares de gran tamaño y diferenciación estructural, LP2/9-39 y MO4/uf-1, se producen fenómenos de rejuvenecimiento íntimamente asociados al estereoplasma y al tabulario. Estos rejuvenecimientos no se plasman en la morfología externa y están asociados a fenómenos de crenulación que describiremos más adelante, en el capítulo de microestructura (lám. XXIX-1b).

Figura 92.- Morfología interna y ontogenia en *Ufimia cerezoi*.- *

- | | |
|--------------------------------------|---|
| 1a-d.- LP2/9-40. Secciones seriadas. | 2a-d.- LP1/8-10 (holotipo). Secciones seriadas. |
| 3a-c.- LP2/8-43. Secciones seriadas. | 4a-d.- LP1/7-51. Secciones seriadas. |
| 5a-c.- LP2/9-30. Secciones seriadas. | 6a-b.- LP2/9'-3. Secciones transversales. |
| 7a-e.- LP2/9-10. Secciones seriadas. | 8a-c.-LP2/9-33. Secciones seriadas. |
- La escala de todos los ejemplares es la misma: 1 mm.



*2-2-3-4-2) Forma septal.-

La variabilidad observada en el apartado anterior es claramente gradual e impide distinguir subgrupos respecto a la apertura de la región axial o al desarrollo del tabulario (a pesar de las grandes diferencias observables entre ejemplares como por ejemplo LP2/9-10, fig. 92-7 y LP2/8-43, fig. 92-3).

Esta variabilidad sin embargo parece correlacionarse bien con el desarrollo más o menos ropaloide de los metaseptos (esta correlación puede ser contrastada con el cuadro de variabilidad). La forma septal en regiones compactas del coral es más bien mazuda, desarrollándose el perfil ropaloide a medida que la estructura se va abriendo. De hecho los ejemplares claramente más ropaloides coinciden con aquellos con un mayor desarrollo de tábulas. La explicación de esta correlación podría ser la siguiente:

El crecimiento vertical se hace más rápido y el coral en lugar de segregar su estereoplasma de forma continua, lo divide, creando escalones (tábulas) que le permiten acomodarse con mayor efectividad a un aumento en el espacio vital del exoesqueleto. El estereoplasma segregado para formar las tábulas, parte principalmente de la región periférica del septo, adelgazándolo respecto a los finales septales y creando así la forma ropaloide. Este tipo de segregación se ve facilitado por la misma microestructura septal, basada en conspicuos diedros lamelares de tipología normal (abiertos hacia el eje y hacia el cáliz).

Esta hipótesis explica la forma escasamente ropaloide en el cáliz abierto (ver ejemplar LP2/9-29, fig. 93-10 o también los septos de un ejemplar claramente maduro y de estructuras gruesas como es LP2/9-40, fig. 92-1, con gran escasez de tábulas y región axial cerrada) respecto a otros ejemplares muy ropaloides y claramente tabulados como LP1/7-51, fig. 92-4 (con fósula cardinal) o LP2/9-33, fig. 92-8 (sin fósula cardinal).

Además, tanto el mayor desarrollo de tábulas, como la forma ropaloide y una región axial abierta, parecen correlacionarse bastante bien con la desestabilización de las láminas medias (todos los ejemplares con muchas tábulas alcanzan la citada apertura), hecho que coincide con lo observado en otros muchos grupos, a saber, que la desestabilización y/o apertura de un mesoplasma está correlacionada con la diferencia en el ritmo de crecimiento entre la región de eje septal (crecimiento vertical) y las zonas laterales del mismo (crecimiento transversal).

*2-2-3-4-3) Septos menores y muralla externa -

Ambos elementos morfológicos tienen un desarrollo realmente homogéneo y regular y por tanto son considerados como rasgos diagnósticos.

La aparición de los septos menores no es evidente hasta la apertura precalicular de los interseptos y la aparición de las tábulas. Esto no se cumple en cierto número de ejemplares que son considerados como juveniles (por ejemplo LP2/9'-3, fig. 92-6).

Figura 93.- Morfología interna y variabilidad en *Ufimia*.-

** Ufimia cerezoi.-*

- 1.- LP1/7-5. 2.- LP2/9-44. 3.- LP1/7-6. 4.- LP1/7-21. 5.- LP2/10-32. (Secciones transversales).
- 6.- LP1/8-10 (holotipo). 7.- LP2/10-17. 8.- LP2/10-6. 9.- LP2/10-20. (Secciones transversales).
- 10a-b.- LP2/9-29. (Secciones transversal y longitudinal). 11a-b.- SSE/18-110. (Secciones transversales).
- 12a-b.- SSE/18-98.- (Secciones transversal y longitudinal).

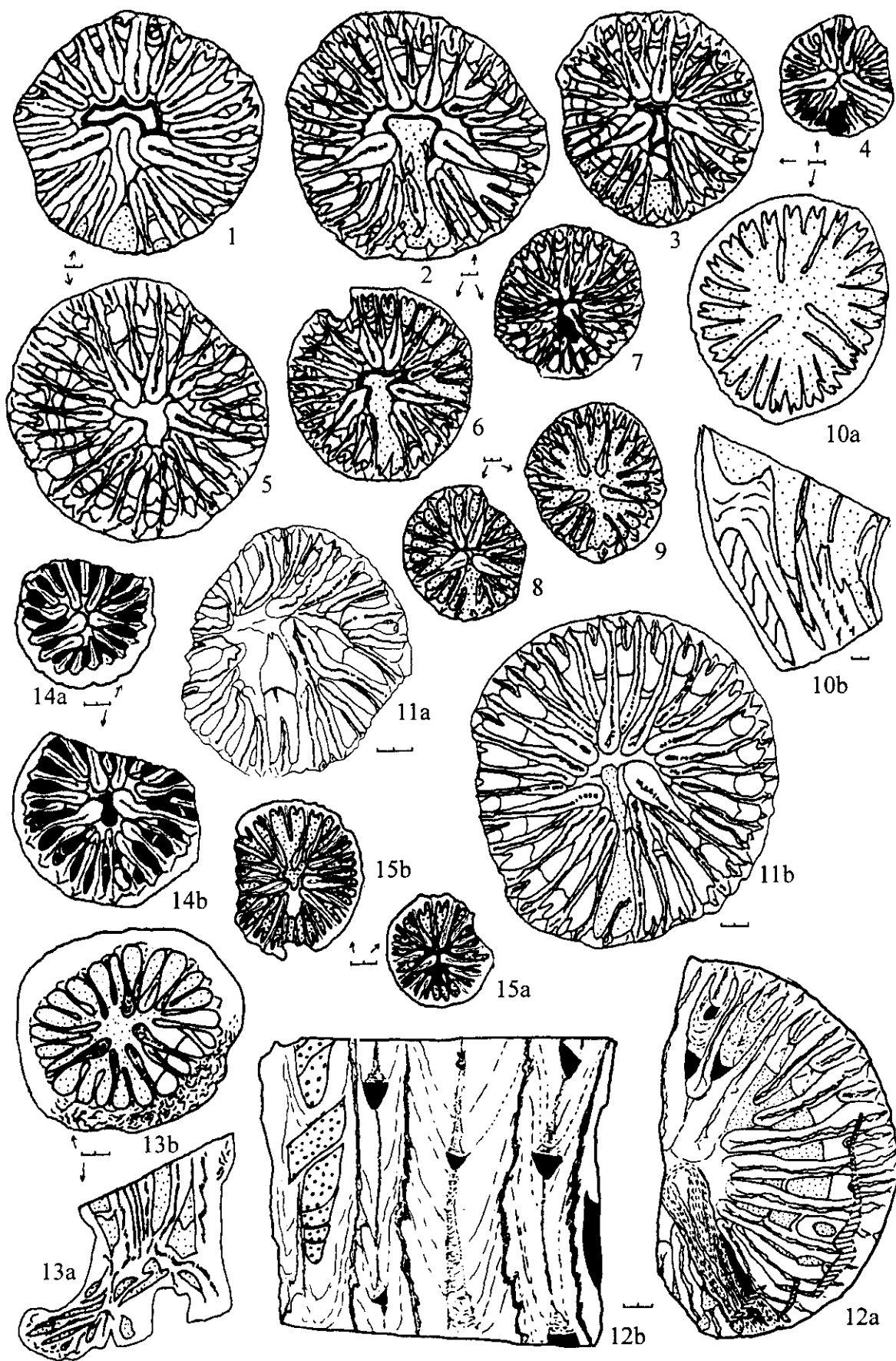
** Ufimia sp. 5:*

- 13a-b.- SSE/14'-2. (Secciones transversal y longitudinal).

** Ufimia sp. 2:*

- 14a-b.- LP2/8-24. (Secciones transversales). 15a-b.- CA/24-?. (Secciones transversales).

La escala de todos los ejemplares es la misma: 1 mm.



En todos los ejemplares se cumple sin embargo la misma estructura de las bases septales, tanto en septos menores como en mayores. Tales bases marcan contactos netos con la muralla externa, en la que penetran de forma apuntada o clavada.

Las características microestructurales, que describiremos más adelante, son idénticas a las de los septos mayores, a pesar de que el tamaño máximo alcanzado por los menores nunca llega a 1/3 del mayor (en tales casos, en otros taxones descritos, es normal que el menor posea una estructura mesoplásmica más abierta que el mayor adyacente).

La posición centrada en el intersepto de los septos menores aparece también en todos los ejemplares incluidos. Las tábulas más periféricas pueden estar apoyadas en los menores (por ejemplo LP1/7-51, fig. 92-4); en tales casos dicha tábula suele dirigirse hacia el lado cardinal del intersepto, remarcando aún más la posición centrada (en los septos contraclinados, más cercanos al lado antípoda del intersepto, las tábulas periféricas se dirigen hacia el lado antípoda, nunca al lado cardinal).

En algún ejemplar se observan flancos septales anteriores a la aparición de los verdaderos septos menores (sólo han sido observados en LP2/9-10, fig. 92-7, SSE/18-110, fig. 93-11 y algo menos claramente en LP2/8-43, fig. 92-3 y LP1/7-51, fig. 92-4). Dichos flancos son irregulares y se desarrollan sólo en las secciones juveniles antes de que hayan aparecido los Sm, lo que aumenta grandemente la posibilidad de que existan más ejemplares con este tipo de estructuras, casos que no han podido ser observados porque el estudio ontogénico sólo se ha realizado en una cuarta parte del material. Una confirmación de la mayor frecuencia de este carácter, incluiría algunos ejemplares procedentes de la cuenca de Guadiato clasificados de momento como *confer* a la presente especie (ver *Ufimia* cf. *cerezoi*).

La muralla externa es realmente muy fina, consistiendo básicamente, en la fase lamelar situada entre las bases septales clavadas, a las que supera escasamente.

*2-2-3-4-4) Diferenciación septal.-

Paralelamente a estos cambios comienza a marcarse la diferenciación septal definitiva que puede observarse en la base del cáliz. Aparte del mayor desarrollo e individualización de los periantípodas y alares, comienza a retirarse el septo cardinal y también se verifican las reducciones septales del primer y/o segundo septo adyacentes a KL-1 y CL-1.

La retirada del septo cardinal es más completa y rápida en los ejemplares pinnados e intermedios, con la consiguiente formación de una fósula cardinal conspicua, que en algunos casos es bastante temprana (en LP1/7-21, fig. 93-4, LP2/10-6, fig. 93-8 o LP2/10-20, fig. 93-9 ya está formada a los 6 mm), mientras que en los ejemplares de disposición más radial, la fósula se reduce e incluso, como decíamos más arriba, puede llegar a desaparecer (LP2/9-10 o LP2/9-33).

Las reducciones de los metaseptos se verifican de un modo simple. Esto quiere decir que los metaseptos más largos siempre aparecen a mitad del cuadrante (estructuración piramidal de los metaseptos en cada cuadrante) y que los únicos que realmente transforman su longitud normal son los inmediatamente adyacentes a los periantípodas y alares, quizás por ser éstos los más largos. Así no se desarrollan varios entrantes y salientes como los que aparecen por ejemplo en el grupo de *Sochkinephyllum*?-*Claviphyllum*?

Las reducciones pueden ser:

- 1) más o menos intensas,
- 2) simétricas (S) o asimétricas (A) y afectar a uno o dos (raramente tres) de los metaseptos adyacentes a KL-1 y CL-1, es decir los CL-2 (tipo S-2) o CL-2,3 (tipo S-2,3) y del mismo modo los KL-2 o KL-2,3 (criterio referido a la cualidad).

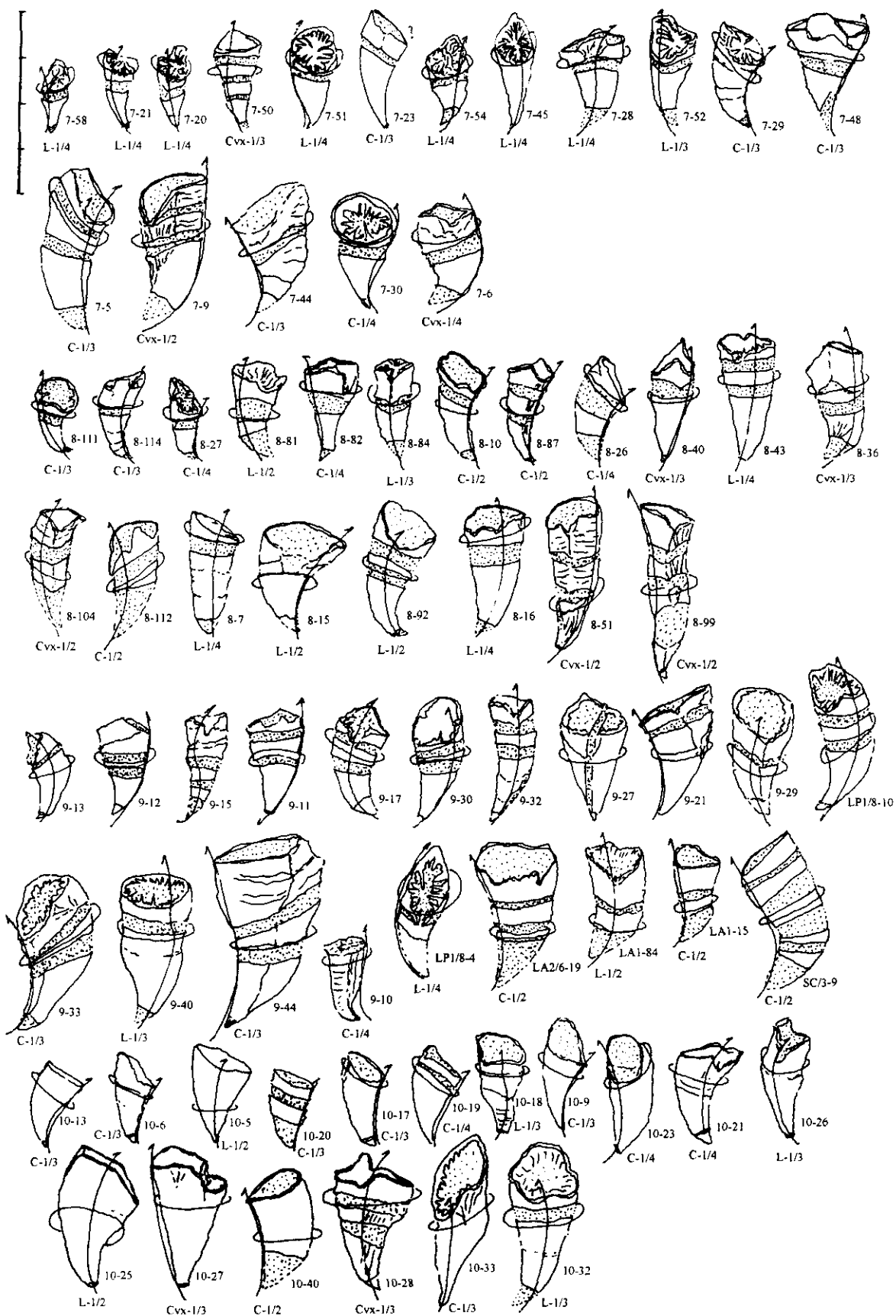


Figura 94: Formas externas en *Ufimia cerezoi*. Todos los ejemplares en los que no se muestran las siglas de localidad pertenecen a Las Pilitas 2. Las letras en la parte inferior de cada ejemplar muestran la posición de la fósula cardinal (L=lateral, C=cóncavo y Cvx=convexo) y los números indican la profundidad del cáliz (1/4=somero, 1/3=medio, 1/2=profundo). La flecha a lo largo de los ejemplares muestra la variación de la posición de la fósula.

1) Intensidad.-

La intensidad ha sido consignada en el casillero referido a la diferenciación septal del cuadro de variabilidad, como alta, media o baja mediante las letras A, M ó B respectivamente, situadas antes de las letras y números referidos al tipo de asimetría.

De los 61 ejemplares estudiados en lámina delgada, 25 muestran un grado alto de diferenciación, 16 un grado medio y 20 un grado bajo.

De los 25 ejemplares con metaseptos claramente diferenciados, solamente cuatro son ejemplares pequeños, el resto superan los 11,5 mm de diámetro (83%). De estos cuatro, al menos dos (LP1/7-21 y LP2/9-10) son formas enanas.

De los 16 ejemplares con diferenciación media, el porcentaje de formas por encima de los 11,5 mm es menor, 10 ejemplares (63%).

En cuanto a los 20 ejemplares de baja diferenciación, sólo un 20% muestra tamaños por encima de los 11,5 mm, y aún en tales casos, sólo un ejemplar supera este valor con claridad (ejemplar LP2/10-33, que alcanza los 13 mm).

Estos datos indican que la intensidad en las reducciones es un criterio ontogénico bastante bueno, si bien existe cierta dispersión, en la que ejemplares más o menos grandes y maduros según otros rasgos (menores, estructura de las bases septales, tábulas etc...), no desarrollan la citada diferenciación por retener la distribución pinnada. Este porcentaje de casos "indiferenciados" se atribuye a variabilidad intraespecífica.

2) Tipos de reducción.-

Por otro lado las reducciones pueden definirse tanto entre ambos cuadrantes alares o entre cuadrantes antípodas. También entre alar y antípoda del mismo lateral (ya sea derecho o izquierdo) o, por último, comparando todos los cuadrantes a la vez.

Para los cuadrantes cardinales, que han sido los más analizados en la bibliografía (para HUDSON, 1942, las diferencias en dichos cuadrantes sirvieron para separar especies), y dentro de los ejemplares con una mayor diferenciación, sólo 5 casos corresponden a una evolución asimétrica (una A en la tabla), es decir que en un cuadrante se retira el CL-2 y en el otro, los CL-2, 3. Entre los restantes 20, todos ellos simétricos (S en la tabla), 13 reducen los CL-2 y los 7 restantes los CL-2,3.

Una distribución similar se observa para los ejemplares con diferenciación media (de 16, 5 son asimétricos, 7 son simétricos respecto al CL-2 y 4 respecto a CL-2,3), mientras que entre los 20 ejemplares con diferenciación baja, precisamente por el escaso desarrollo del proceso, es difícil discernir entre un tipo u otro (12 ejemplares indiferenciados, 6 asimétricos, 2 simétricos respecto a CL-2 y ninguno respecto a CL-2,3).

El porcentaje de desarrollo simétrico, sea respecto a CL-2 o CL-2,3, es considerable: de 49 ejemplares en los que es observable la diferenciación (los otros 12 restantes se consideran indiferenciados sea por variabilidad o por ser juveniles), 33% son asimétricos, 44,4% simétricos respecto a CL-2 y 22,6% simétricos respecto a CL-2,3.

Esta distribución, principalmente en lo que se refiere al elevado número de ejemplares menos diferenciados y a los asimétricos (estos últimos se consideran formas intermedias) indican que las dos tipologías simétricas pertenecen al mismo grupo natural.

En realidad lo que sucede es que la aparición de una reducción respecto a CL-2,3, ya sea simétrica o asimétrica, está directamente relacionada con el número de septos insertados en cada cuadrante cardinal, que varía entre 3 y 5: así, los ejemplares con 3 septos, a pesar de poder desarrollar gran tamaño y diferenciación septal, sólo reducen un metasepto (como es lógico si pensamos en la estructura piramidal de cada cuadrante). Sin embargo, para la reducción de CL-2,3 son necesarios como mínimo cuatro metaseptos (todos los casos con 5 metaseptos presentan

este tipo de reducción). Aún así, el porcentaje de cuadrantes con 4 metaseptos que reducen CL-2,3 (hemos de contar tanto los simétricos como los asimétricos) es equiparable al que reduce sólo el CL-2 (esta es la razón por la que la reducción de CL-2 es más abundante, ya que se desarrolla en los casos con 3 y con 4 metaseptos).

Respecto a los cuadrantes antípodas la estructura es también piramidal, a pesar de que el número septal definitivo es claramente mayor, superando los cinco septos, más en concreto entre 6 y 7 metaseptos y más esporádicamente 8, como por ejemplo SSE/18-98, fig. 93-12 (a mayor número septal cabría esperar más reducciones, al igual que sucede en *Sochkineophyllum?*-*Claviphyllum?*, en *Convexiphyllum* o en *Amplexizaphrentis? hispanica*).

Una distribución similar de asimetrías/simetrías, respecto al KL-2 y/o KL-2,3 caracteriza también el desarrollo de estos cuadrantes.

El análisis de la simetría general parece complicarse si estudiamos la correlación entre las simetrías de los cuadrantes K respecto a la de los cuadrantes C, ya que los casos posibles se multiplican.

Sin embargo en los casos con cuadrantes cardinales simétricos, los antípodas suelen serlo también, aunque no siempre coincidiendo en el tipo de reducción. Éste dependería más bien del número septal desarrollado en el cuadrante cuando comienza la reducción; así, si lo hace a un diámetro bajo, con pocos septos, la reducción afecta sólo a KL-2, si por el contrario la reducción es más tardía, con un mayor número septal, los septos afectados serían los KL-2,3.

Por contra, cuando los cuadrantes cardinales son asimétricos, los antípodas también lo son, aunque en sentido contrario, de modo que la estructura queda compensada. Muchos de los casos con asimetrías en la reducción provienen de ejemplares cuyas fases juveniles han desarrollado cierta asimetría (ver apartado de secciones juveniles). Estas asimetrías también suelen quedar reflejadas en la fórmula septal, de modo que por ejemplo todos los cuadrantes cardinales que se estabilizan con una fórmula septal asimétrica, por ejemplo 3,4, reducen el CL-2 en el cuadrante con 3 septos y el CL-2,3 en el cuadrante con 4.

Todas estas observaciones sobre la asimetría y su expresión tanto en la reducción septal como en la fórmula de estabilización hacen que podamos comprender mejor la variabilidad observada entre el número de septos y el diámetro.

Dicha variabilidad es muy ostensible si escogemos las formas que alcanzan más de 10 mm de diámetro (intentamos así eliminar los ejemplares menos maduros) y las representamos frente al número septal, vemos que la correlación entre tamaño (medido por el diámetro) y número de septos, aunque existente, es bastante baja (de hecho podemos encontrar ejemplares con 11 mm y 28 septos, LP2/9-11, frente a otros con 14 y 15 mm y 25 septos, LP2/9-40, fig. 92-1).

Otra observación que apoya la idea de que toda esta variabilidad es intraespecífica, es que cuando los cuadrantes cardinales tienen un mayor desarrollo, los cuadrantes antípodas lo equilibran con una menor inserción (caso de LP2/9-44, con 6-6/5-5 de fórmula septal).

Estas compensaciones entre cuadrantes no se correlacionan con disposiciones más radiales o con huecos axiales desarrollados, siendo más bien expresión del retraso que puede sufrir el momento de estabilización de la fórmula septal respecto al diámetro, recordemos que en el caso de LP2/9-44 esto sucede a los 12mm de diámetro y sólo a ese diámetro comienza la fase adulta, cuando en otros ejemplares, por ejemplo el caso extremo de LP2/9-10 con 6-6/4-4 de fórmula septal, la fase adulta tal como la hemos definido, comienza hacia los 6-7 mm, casi la mitad del diámetro de LP2/9-44 para la misma fase.

*2-2-3-5) *Microestructura.-*

Los caracteres microestructurales de la especie muestran gran homogeneidad, tanto que permiten distinguir las formas poco diferenciadas de este plexo con formas del plexo de *Zaphrentes*. Las láminas medias son LMN en cremallera (ver lám. XXIX-1 y 3). En muchos tramos de las mismas, principalmente en las zonas intermedias del septo, el trazado es recto. En estas zonas el grosor de las LMN es algo menor (lám. XXIX-7).

En algunas zonas las LMN presentan un trazado más tortuoso y suelen sufrir fenómenos de subdivisión similares a los *stirn zone* pero desarrollados esta vez en tejido lamelar. Dichas rupturas pueden producirse en cualquier situación septal, pero son especialmente corrientes en las bases septales cuando éstas sufren crenulación, en las zonas deformadas de los septos y principalmente en los finales septales de las fases maduras de algunos ejemplares más cerrados estructuralmente (maduros, pero sin muchas tábulas ni apertura axial, lám. XXIX-3).

Por el contrario, las LMN de los ejemplares más abiertos (interseptos más amplios, más desarrollo de tábulas y forma ropaloide) se abren hacia el cáliz, dando paso a una LMC estrecha y vermicular, de naturaleza gránulo-fibrosa (fig. 95-2).

El estereoplasma es lamelar, basado en una disposición en diedro normal. Los diedros están bien desarrollados en las secciones juveniles, pero hacia el cáliz, a medida que se desarrolla la forma ropaloide, suelen mostrar a pequeña escala, una estructura más compleja, con zonas de direcciones cambiantes, que a pesar de todo nunca forman zig-zags de mayor entidad y que en conjunto parecen hacer más paralela la colocación de los elementos respecto al borde externo de los septos (lám. XXIX-1). En este sentido cabe reseñar que en general las lamelas de los diedros de esta especie (fig. 95-3) son algo menores (más cortas) que las observadas en otros grupos con gran desarrollo en diedro (ver por ejemplo *Amplexizaphrentis? hispanica*).

Este proceso de amortiguación de los diedros va acompañado por la aparición de líneas de crecimiento, más abundantes en las regiones externas. Dichas líneas de crecimiento son pasadas de elementos fibroides en medio del tejido lamelar. Normalmente, los fibroides no suelen formar regiones continuas y el esquema tripartito no se observa (lám. XXIX-7).

Aún así, en algunos ejemplares, como SSE/18-98 (fig. 93-12, lám. XIX-4) o el corte calicular de LP1/8-10 (fig. 95-2), dicho proceso da lugar a que las abundantes líneas de crecimiento coalescan en bandas alternantes de determinadas regiones septales (zona intermedia principalmente) formando empalizadas fibrosas de grosor algo mayor.

En ejemplares maduros, como puede ser MO4/uf-3, se observa crenulación, que provoca que el tejido lamelar adopte ondulaciones secundarias (principalmente en muralla y bases septales) y una leve tendencia a la compartimentación en dominios de segundo orden.

Figura 95.- Microestructura en el género *Ufimia*.-

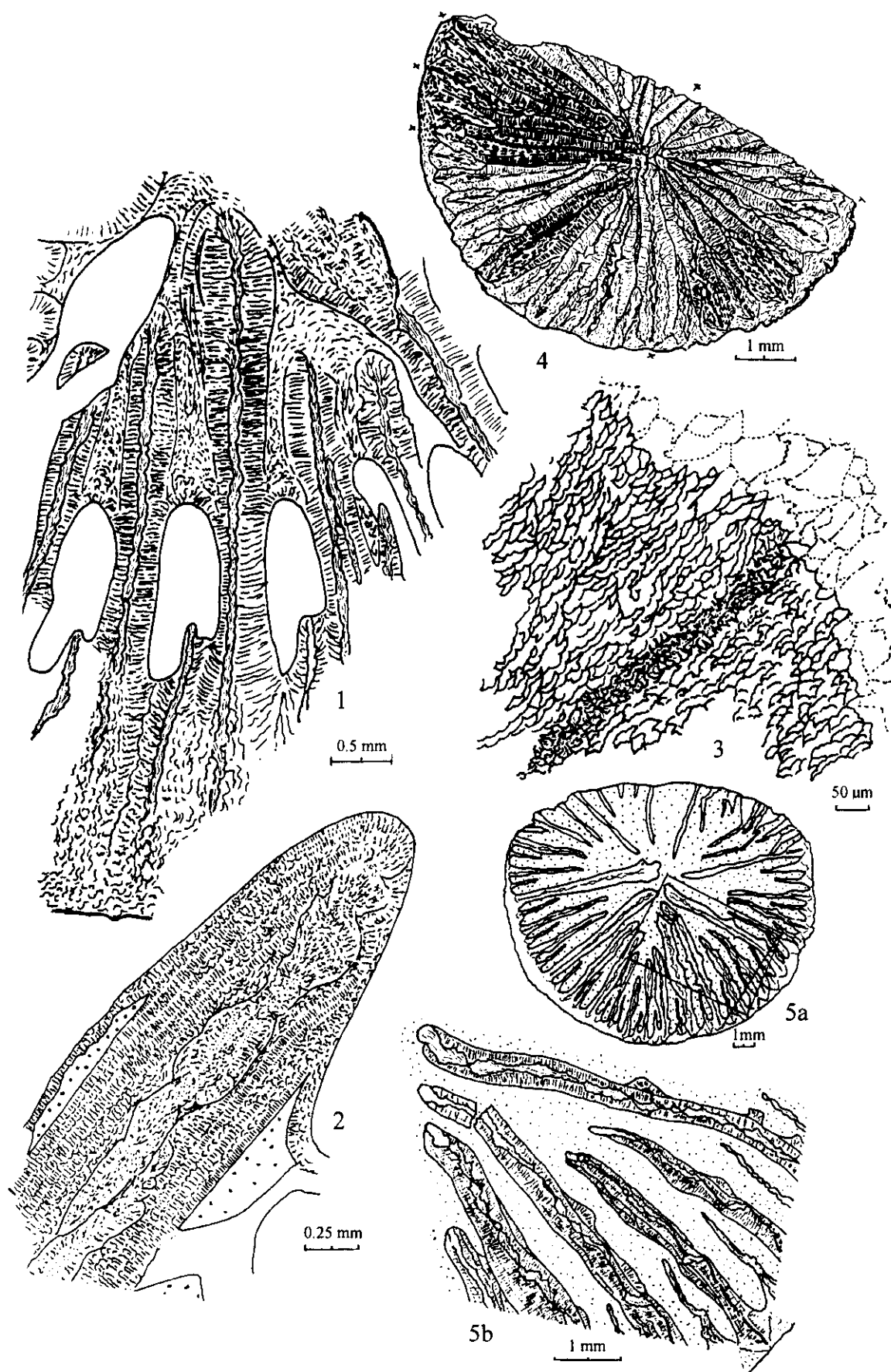
1.- LP2/10-34. Ejemplar perteneciente a *Ufimia bradbournensis*. Obsérvese el mesoplasma vermicular abierto y el tejido lamelar crenulado en la base septal.

2.- LP1/8-10. Holotipo de *Ufimia cerezoi*. Esta figura ilustra el cambio microestructural que sufren los diedros hacia el cáliz, con la aparición de bandas alternantes de fibroides y la apertura vermicular de la lámina media.

3.- MO4-Uf1^a (*Ufimia cerezoi*). Detalle microestructural de un septo en sección transversal. Obsérvese el desarrollo del diedro lamelar y la lámina media granular. El dibujo está realizado en una zona cercana a una fractura (parte superior derecha) donde se puede observar un fenómeno de euhedralización.

4.- SSE/12 (*Ufimia* sp.1). Microestructura tripartita en donde destacan las bases septales lamelares en donde es normal observar crenulación.

5a-b.- SSE/18-3 (*Ufimia bradbournense*), vista general y detalle de las irregularidades septales producidas en el cáliz de un individuo maduro. Obsérvese el mesoplasma vermicular e independiente del estereoplasma en algunos septos menores.



El efecto de la crenulación sobre los microelementos lamelares es menos marcado que en otros taxones, aunque las lamelas ciertamente llegan a disminuir en longitud. Estos fenómenos de crenulación conllevan crecimientos patológicos y rellenos heterogéneos de las cavidades interseptales, muchas veces con tejido esquelético fibroso (LP2/9-39).

La construcción de los finales ropaloides y del tejido de recubrimiento del hueco axial es totalmente concéntrica. En el sistema de secreción las zonas más altas parecen corresponder a las láminas medias. En la región ropaloide el tejido lamelar desciende centrípetamente hacia el hueco axial, pero lateralmente, en el contacto con el septo contiguo se produce una división en la que por un lado el tejido desciende y gira hacia el hueco axial y por otro, el tejido más lateral se dirige esta vez lateral y centrifugamente, hacia el hueco del intersepto. Estas regiones de cambio son similares a "collados" entre las dos prominencias que constituyen los extremos septales.

En las bases septales, como ya indicábamos en la descripción morfológica, los contactos son suturados (tanto en menores como en mayores) y clavados, es decir, inmersos o enraizados en la muralla en forma apuntada. El tejido lamelar de bases y muralla, a pesar de estar separado por la sutura, es más o menos concordante (lám. XXIX-1b).

La estructuración lamelar de la exigua epiteca, es bastante simple y paralelo al borde externo, excepto en los cálices maduros que sufren crenulación, en la que destacan las ondulaciones lamelares que afectan por igual a la muralla externa y a las bases septales.

2-2-3-6) *Correlación entre morfología externa e interna.

Todas las variaciones que hemos expuesto en cuanto a la morfología interna, quizás podrían correlacionarse con variaciones en la morfología externa, al igual que sucedía con las formas cilíndricas o de mayor envergadura en *Sochkineophyllum? rodriguezi*. Sin embargo dicho tipo de formas no llegan a desarrollarse en *Ufimia cerezoi*.

La posición de la fósula cardinal no presenta ningún tipo de correlación especial con la distribución septal, sea pinnada con fósula o radial sin fósula. De hecho todos los ejemplares claramente radiales y con hueco axial, como LP2/9-33, fig. 92-8 o LP2/10-32, fig. 93-5, desarrollan su fósula en un lateral, mientras que los pocos casos de fósula en el lado convexo coinciden con ejemplares de pinnamiento medio o alto y fósula cardinal presente.

La explicación para esta falta de correlación anómala entre posición fosular y disposición septal (en realidad sería de esperar que los ejemplares con fósula cardinal desarrollada y disposición pinnada tuvieran su lado cardinal en la zona cóncava de la curvatura) puede radicar en que la verdadera naturaleza de los corales estudiados consiste en la deslocalización de la región cardinal, debido a que la forma externa no estaría polarizada como en otros taxones.

Este argumento da razón de los numerosos casos de fósula en los laterales y de que los patrones de curvatura tengan dos caracteres fundamentales, por un lado el ser en general suave o poco desarrollada, y por otro lado el ser heterogénea, o lo que es lo mismo, con dirección cambiante a lo largo de la ontogenia (a pesar de todo, estos cambios de dirección son leves y nunca revelan un tipo de crecimiento escolecoide).

Por otro lado, el desarrollo de un cáliz profundo parece tener alguna relación con la variabilidad observada en la relación diámetro-número de septos y también con la longitud del coral. Así los corales más largos, suelen tener cálices más profundos y alcanzan el número septal definitivo a un menor diámetro pues la base del cáliz profundo tiene menor diámetro; estos ejemplares son más ceratoides. En el otro extremo contamos con ejemplares de cáliz poco profundo y forma claramente trocoide, en los que el desarrollo en anchura es más rápido.

Estas variaciones además parecen correlacionarse con las asimetrías observadas tanto en

la fórmula septal como en el tipo de diferenciación. Dicha variabilidad responderían a la misma causa de fondo que ya citábamos arriba: desarrollo de un cáliz no polarizado que desarrolla orientaciones cambiantes más susceptibles de heterogeneidad.

J-2-3) *Ufimia* cf. *cerezoi

***2-3-1) *Material*.-**

Tres ejemplares provenientes del Couce (COU2-1, COU2-24 y COU2-25) y un cuarto ejemplar (CCE-2) proveniente de la continuación lateral de los niveles basales del corte del Vía Crucis (cerca de Espiel y del corte de la Sierra de la Estrella). Todos los ejemplares están incluidos en la roca, los ejemplares del Couce están incluidos en un packestone muy rico en Briozoos, el ejemplar del Vía Crucis proviene sin embargo de una encrinita con alto contenido en granos de cuarzo.

***2-3-2) *Descripción*.-**

Los cuatro ejemplares citados son de pequeño tamaño, compactos, de morfología escasamente diferenciada y pinnada. El diámetro máximo oscila entre 8 y 10mm para un número septal que no supera los 22 septos mayores. Las fórmulas septales muestran entre 4 y 5 septos en los cuadrantes antípodas y entre 3 y 4 septos en los cardinales.

La microestructura y caracteres de la muralla externa y septos menores son concordantes con los observables en secciones juveniles de *Ufimia cerezoi*.

Los cortes apicales obtenidos en COU2-24 son los de menor diámetro de todos los ejemplares estudiados dentro del género. Ambas secciones, inferiores a los 2 mm, muestran una organización típicamente pinnada, con fósulas muy marcadas. Sin embargo, el septo cardinal no atraviesa simétricamente su fósula. Esta asimetría no desaparece ya durante toda la ontogenia. Alrededor de los 3mm de diámetro comienzan a aparecer flancos septales más o menos persistentes hasta los 5mm, en los que son sustituidos por crestas de verdaderos menores que sin embargo no superan un estadio incipiente.

Este ejemplar sufre un proceso de rejuvenecimiento en el que la sección llega a perder diámetro haciéndose mucho más compacta y recuperando una mayor longitud del septo cardinal.

En la sección calicular (aproximadamente 7,5 mm) los septos son algo más ropaloides, las LMN ligeramente abiertas y los septos menores incipientes, habiendo desaparecido completamente los flancos septales. Todo ello parece indicar que el ejemplar podría ser considerado más o menos adulto ya con 7,5 mm de diámetro, dimensiones en las cuales SSE/18-110 (ejemplar de *U. cerezoi* más cercano) muestra los caracteres y distribución que COU2-24 muestra a 4mm de diámetro.

En COU2-1 la ontogenia es algo diferente. Por un lado existen fases juveniles algo anómalas, con desarrollo de una apertura axial que desaparece hacia el cáliz. Por otro lado los flancos que anteceden a la aparición de los menores no llegan a desaparecer en un cáliz que llega hasta los 11 mm. Todo ello acompañado de un estado de diferenciación septal realmente bajo en el que los caracteres típicos de *Ufimia* están escasamente desarrollados.

COU2-25 es un ejemplar incompleto (sólo una mitad longitudinal), estudiado mediante una sola sección transversal. Dicha sección es similar a los cortes precaliculares de COU2-24, aunque los flancos septales ya no se observan.

El ejemplar recogido en la continuación lateral de los niveles calcareníticos del Vía Crucis es similar a COU2-25 en cuanto a la ausencia de flancos en sus secciones, aunque idéntico en todo lo demás al resto del grupo.

***2-3-3) Comentario.-**

Estos cuatro ejemplares no muestran en sus respectivos afloramientos, una relación con otros ejemplares de *Ufimia*, que nos indique que pertenecían a la variabilidad de un grupo morfológico mayor como *U. cerezoi*, ya sea como individuos juveniles o como ejemplares de escasa diferenciación (al igual que sucedía en los ejemplares de LP).

La relación se establece con claridad sólo respecto a las secciones juveniles (hasta los 7mm de diámetro) del ejemplar de la citada especie, SSE/18-110. La 1ª sección de dicho espécimen muestra un gran desarrollo del mismo tipo de flancos, previos a la aparición de verdaderos Sm. Dado que este carácter podría ser también importante en *U. cerezoi* y no ha sido descrito en ninguna otra especie de *Ufimia*, parece adecuado relacionar ambos grupos.

A pesar de dicho parecido, la tendencia que se observa en estos cuatro pequeños ejemplares en cuanto a tamaño y cercanía a *Zaphrentites* (recordemos que al menos COU2-24 y COU2-1, pueden ser considerados adultos) recuerda también la definición de *U. shunnerensis-schwarzbachii* de la base del Namuriense Europeo.

El ejemplar más claramente relacionado con las especies europeas es precisamente el del corte del Vía-crucis, situado en la posición estratigráfica más alta (Namuriense basal), que además no parece desarrollar flancos pre-septos menores.

***J-2-4) *Ufimia* sp. 5**

-Comentario: Los principales caracteres diferenciadores que podemos observar en este grupo de ejemplares de la Sierra de la Estrella respecto a *U. cerezoi*, son el tipo de desarrollo irregular, con adaptaciones al sustrato, el aparato septal adelgazado y la muralla externa gruesa. Caracteres similares han sido descritos para parte de las especies del grupo de *Ufimia isophyllum*, principalmente de aquellas provinientes del Viseense inferior de Erdbacker Kalk, Liebstien, Rheinisches Gebirges (especies *U. tryclicum*, *U. inaequale* y *U. longiseptatum* en SCHINDEWOLF, 1942). Las adaptaciones al sustrato son también corrientes en la otra especie descrita en este nivel, *Cania pinnatum*. Esto podría significar que estos caracteres reflejan principalmente una adaptación medioambiental particular. Sin embargo en este caso el material es mucho más escaso y proponer una especie nueva parece inadecuado.

***2-4-1) Material.-**

El material proviene de una misma muestra de caliza oolítica. Los ejemplares son: SSE/14'-9, 2, 1, 23 y 14'-?.

***2-4-2) Morfología externa (fig. 97).-**

Los cinco ejemplares aparecen asociados a otros ejemplares de caninomorfos (*Cania pinnatum*) y algún rotifilido (*Rotiphyllum costatum*). Estos ejemplares están todos incluidos en la roca y por tanto los datos de la morfología externa sólo pueden ser deducidos a través de los cortes, faltándonos variables como la longitud o el perfil exacto de la forma externa y de las adaptaciones (ver discusión y descripción del nivel SSE/14' en el capítulo de tafonomía).

***2-4-3) Caracteres internos (fig. 93-13).-**

El número de secciones realizadas no es tan alto como en otros casos y faltan cortes juveniles, sin embargo podemos estimar que las longitudes no son superiores a los 20 mm en ningún caso, mientras que los cálices tienen una profundidad cercana a 1/3 del total.

El diámetro máximo observado es de 10 mm y el número septal no supera los 24 septos mayores. Las fórmulas septales muestran cuadrantes equilibrados, que indican que una vez estabilizado el número septal en los cuadrantes cardinales, los cuadrantes antípodas no parecen desarrollar una gran aceleración (el número máximo es de 6 SM por 4 en los cardinales). La disposición en los cortes inferiores es pinnada y con escasa diferenciación, y aunque no se observan flancos previos a la aparición de los Sm, como en el caso de *U. cf. cerezoi*, el parecido con dicho grupo es notable.

La estructura parece abrirse rápidamente (a los 5 mm en 14'-2). Con la apertura de la estructura también se produce la diferenciación septal que en ningún caso es muy marcada. Aunque la región axial queda libre de septos, no se forma una "filoteca" como la descrita para otras formas.

Con la apertura, los septos se adelgazan y sólo llegan a ser ligeramente ropaloides. Las tábulas son escasas o no llegan a aparecer. Los septos menores o no aparecen o como mucho se desarrollan como crestas septales ligeramente sobresalientes de la muralla. En el corte inferior de 14'-2, no se observan carenas como las de otros ejemplares (ver *U. cf. cerezoi*). Dichas estructuras tampoco se observan en ninguna de las restantes secciones estudiadas.

***2-4-4) Microestructura.-**

Microestructuralmente los septos están dominados por un esquema similar al de *U. cerezoi*, es decir, LMN predominantes, con aperturas incipientes y estrechas hacia el cáliz. El estereoplasma es completamente lamelar, sin participación de capas fibrosas. En este estereoplasma el desarrollo de los diedros normales es moderado o bajo dado el escaso grosor de los mismos.

Las bases septales, al contrario que en la especie anterior, no profundizan prácticamente en la muralla externa aunque los contactos son también suturados.

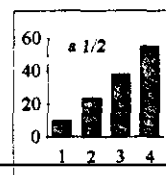
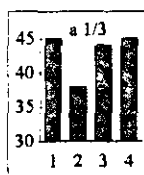
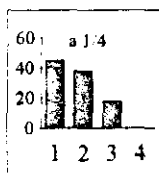
La muralla externa es gruesa y lisa, de microestructura claramente lamelar, con la formación de zig-zags heterogéneos que en algunas regiones se muestran discordantes. Las adaptaciones al sustrato, como la que figuramos (ver 14'-23), se reflejan claramente en la organización de los zig-zag lamelares.

Los caracteres microestructurales, principalmente del aparato septal, relacionan estos ejemplares con *U. cerezoi* más que con *U. bradbournense*.

Variabilidad de la forma externa en *Ufimia cerezoi*

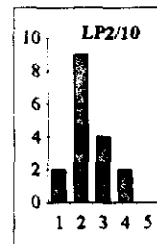
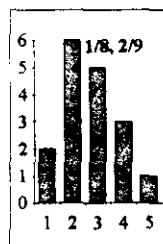
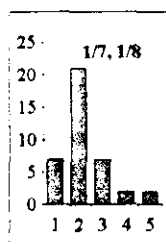
Interv. longit.	a 1:4	a 1:3	a 1:2	total
1) 15-20	5	5	1	11
2) 20-25	14	14	8	36
3) 25-30	3	7	6	16
4) más de 30	0	5	6	11
total	22	31	21	74

Interv. longit.	% 1:4	% 1:3	% 1:2
1) 15-20	45	45	10
2) 20-25	38	38	24
3) 25-30	18	44	38
4) más de 30	0	45	55



Posición Card	LP1/7	LP2/8	LP2/9	LP2/10	total	%
Card. concav.	6	9	11	10	36	47
Card. lateral	8	8	7	5	28	36
Card. convex.	3	5	2	2	12	16

Profund. long	LP1/7	LP2/8	LP2/9	LP2/10	total	%
A 1/4	9	7	2	3	21	27.5
A 1/3	7	6	10	11	34	45
A 1/2	1	9	8	3	21	27.5



Interv. longit.	1/7, 2/8	1/8, 2/9	LP2/10
1) 15-20	7	2	2
2) 20-25	21	6	9
3) 25-30	7	5	4
4) 30-35	2	3	2
5) 35-40	2	1	0
total	39	17	17

Tablas de variabilidad para el plexo de *Ufimia cerezoi*

Ufimia cerezoi

Scula	Diam	Long	Nºsp	Fonmni	Valiz	Punnam	Fosula	Difer	Hueco	Tab	Rop	LMN	Observaciones
LP1/7-21a	8.3	16	23	4.5/4.4	0.25	medio	lateral	alta A	no	no	alto	alto	
b	8.3	16	24	5.5/4.4	0.25	medio	lateral	alta A	no	no	medio	alto	
LP1/7-20	7.5	16	22	5.5/3.4	0.25	alto	lateral	media S-2	no	no	medio	alto	
LP1/7-29	10.5	23	26	6.6/4.4	0.33	alto	conv	media S-2.3	bajo	alto	alto	bajo	
LP1/7-51a	4.2	20	20	4.4/3.3		alto	conv	soio alares	no	medio	no	alto	
b	5.5	20	20	4.4/3.3		alto	lateral	alares y KL-1	no	alto	no	alto	
c	8.3	26	26	6.6/4.4		alto	lateral	media A	bajo	alto	medio	medio	
d	11.3	21	27	7.6/4.4	0.25	medio	lateral	media A	bajo	medio	alto	bajo	
LP1/7-28	11.5	22	26	6.7/4.3	0.25	bajo	lateral	media?	medio	alto	alto	bajo	
LP1/7-30	12	25	27	7.7/3.4	0.25	alto	conv	media A	no	medio	medio	alto	
LP1/7-6	13	24	27	7.6/4.4	0.25	alto	conv	alta S-2	bajo	medio	alto	alto	
LP1/7-9	12.5	34	28	7.7/4.4	0.5	medio	conv	alta A	medio	medio	alto	medio	
LP1/7-5	13	37	25	5.6/4.4	0.33	bajo	conv	media S-2	medio	bajo	medio	bajo	
LP2/8-27	8.7	17	25	6.6/4.3	0.25	alto	conv	baja A	bajo	medio	medio	medio	
LP2/8-81a	6.7	22	22	5.5/3.3		medio	lateral	baja A	no	bajo	no	alto	
b	9	20	23	5.5/3.4	0.5	medio	lateral	baja A	no	no	bajo	alto	
LP2/8-84	9.5	20	24	6.6/3.4	0.33	alto	lateral	baja A	bajo	alto	medio	alto	
LP2/8-10	10	22	23	5.6/3.3	0.5	medio	conv	media S-2	caliz	caliz	bajo	medio	
LP2/8-85	8.5	24	21	5.5/3.2	0.33	alto	conv	baja	no	medio	medio	alto	
LP2/8-8	8.5	20	20	4.4/3.3	0.5	alto	conv	alta S-2	bajo	caliz	alto	alto	
LP2/8-79	8.3	18	24	5.5/4.4	0.3	alto	conv	baja	no	caliz	bajo	alto	
LP2/8-112a	2.5	14	3.3	2.2				no	no	no	no	unidas	
b	4.5	17	4.4	3.2				no	no	no	no	seu	
c	7	20	4.5	4.3			fosula	no	no	no	medio	alto	
d	9	25	21	5.5/4.3	0.5	alto	conv	baja S-2	no	no	alto	alto	
LP2/8-26	11	21	24	6.6/3.3	0.33	alto	conv	baja S-2	medio	caliz	alto	medio	
LP2/8-40	12	26	26	6.6/4.4	0.33	medio	conv	alta S-2	alto	caliz	alto	alto	
LP2/8-43a	4.5	20	4.4	3.3		alto		no	no	no		unidas	
b	5.5	21	4.4	3.4		alto		baja	no	no			
c	10	24	5.5	4.4		alto		baja A	bajo	medio		alto	
d	11	26	6.6	4.4		medio		media S-2.3	medio	medio		alto	
e	12.5	27	26	6.6/4.4	0.33	medio	lateral	alta S-2.3	caliz	caliz	bajo	medio	
LP2/8-7	12.2	26	26	6.6/4.4	0.25	medio	lateral	media S-2	medio	alto	alto	medio	
LP2/8-15	11.5	25	25	5.5/4.5	0.5	medio	lateral	alta A	alto	medio	alto	alto	
LP2/8-92	11.7	30	26	6.6/4.4	0.5	alto	lateral	baja	caliz	caliz	medio	medio	
LP2/8-16	12.5	30	28	6.6/5.5	0.25	bajo	lateral	alta S-2.3	alto	medio	medio	alto	
LP2/8-99a	9	24	5.5	4.4		medio		alta S-2	bajo	medio	alto	medio	
b	12	38	27	6.7/4.4	0.5	medio	conv	alta S-2	medio	caliz	medio	medio	
LP2/9-10a	2.7	16	3.3	2.2		medio		baja	no	bajo	bajo	alto	
b	3.5	19	3.4	2.2		medio		baja	no	bajo	bajo	alto	
c	5	22	5.5	3.3		bajo		media S-2	medio	bajo	medio	alto	
d	7.6	22	5.5	3.3		bajo		alta S-2	alto	medio	alto	medio	
e	9.8	23	26	6.6/4.4	0.33	bajo	lateral	alta S-2	alto	medio	alto	medio	
LP2/9-3a	5.3	18	3.3	3.3				baja	no	no	medio	alto	
b	8	20	24	5.5/4.4	0.33	alto-l	conv	media A	no	no	alto	alto	
LP2/9-13	9.5	20	27	7.6/4.4	0.33	medio	lateral	media A	medio	medio	medio	alto	
LP2/9-11	11.5	25	28	7.7/4.4	0.33	medio	conv	media S-2.3	caliz	caliz	bajo	medio	
LP2/9-17	11	26	25	5.6/4.4	0.33	alto	lateral	baja A	medio	medio	alto	alto	
LP2/9-30a	6	20	4.4	3.3				no	no	no	bajo	alto	
b	7	22	5.4	4.3				no	no	no	bajo	alto	
c	9	22	5.4	4.3				baja	no	no	medio	alto	
d	10.5	28	22	5.4/4.3	0.33	alto-Z	lateral	baja	no	no	bajo	alto	
LP2/9-32	11	28	27	6.6/4.4	0.33	bajo	lateral	alta S-2.3	bajo	alto	alto	bajo	
LP2/9-29	12.5	30	25	7.6/3.3	0.5	medio	conv	alta S-2	caliz	caliz	bajo	medio	
LP2/9-33a	5.3	20	4.4	3.3		alto		no	no	bajo	bajo	alto	
b	7.5	25	5.6	4.4		medio		baja	bajo	medio	medio	medio	
c	14	35	26	6.6/4.4	0.33	bajo	conv	alta S-2	alto	alto	alto	bajo	
LP2/9-40a	5	19	4.4	3.2		alto		no	no	no	no	unidas	
b	7.5	23	6.5	3.3		alto		baja	no	no	no	alto	
c	12	24	6.6	3.3		medio		alta S-2	medio	baja	alto	alto	
d	15.5	33	25	7.6/3.3	0.33	medio	lateral	alta S-2	abierto	media	alto	medio	
LP2/9-44a	7.3	24	5.5	4.4		alto		media S-2.3	no	no	medio	alto	
b	12.5	26	5.5	5.5		medio		media S-2.3	medio	medio	alto	medio	
c	16.2	43	28	6.6/5.5	0.5	bajo	conv	alta S-2.3	alto	alto	alto	medio	
LP2/9-39	15	35	27	7.8/4.3	0.33	alto	lateral	alta S-2	alto	alto	alto	bajo	crenulacion
LP1/8-3	10	25	23	6.6/2.3	0.25	alto	lateral	baja	medio	alto	medio	medio	
LP1/8-10a	6.5	22	4.5	4.3		alto		baja	no	no	no	alto	
b	9	24	5.6	4.3		alto		media A	no	no	no	alto	
c	11	26	6.7	4.3		medio		alta A	medio	medio	medio	alto	
d	13	32	28	7.8/4.3	0.5	medio	lateral	alta A	caliz	medio	alto	medio	

Tablas de variabilidad para el plexo de *Ufimia cerezoi*

Ufimia cerezoi

Sigla	Diam.	Long.	Nº	Form.	Caliz	Pinnam	Fosula	Inter	Hueco	Tab	Rop	LMN	Observaciones
LP2-10-5	7.3	23	22	5.5.3.3	0.5	alto-J	lateral	baja	no	bajo	bajo	alto	
LP2-10-6	8.2	20	23	5.6.3.3	0.33	alto-J	convex	baja	bajo	bajo	medio	alto	
LP2-10-9	9.7	23	24	5.5.4.4	0.25	alto	convex	media S-2	no	no	bajo	alto	
LP2-10-17	9.5	22	23	6.5.3.3	0.33	medio	convex	baja A	medio	alto	alto	bajo	
LP2-10-18	9.5	24	28	6.5.4.4	0.33	alto-Z	lateral	baja	no	medio	medio	medio	
LP2-10-19	10.5	22	21	6.6.3.3	0.25	medio	convex	baja	medio	medio	medio	medio	
LP2-10-20	9.1	17	21	5.4.3.3	0.33	alto	convex	baja A	no	caliz	alto	alto	
LP2-10-23	12.5	26	28	7.7.4.4	0.25	bajo	convex	media S-2.3	medio	medio	alto	alto	
LP2-10-25	10.5	31	22	4.4.4.4	0.5	bajo	lateral	media S-2.3	alto	bajo	medio	alto	
LP2-10-26	8.5	20	26	6.6.4.4	0.33	alto-Z	convex	baja	no	no	medio	alto	
LP2-10-27	13	32	26	7.7.3.3	0.33	medio	convex	media S-2	no	no	alto	alto	
LP2-10-32	12.5	35	26	6.6.4.4	0.33	bajo	lateral	alto S-2	alto	alto	alto	medio	
LP2-10-33	13.5	35	29	7.6.5.5	0.33	medio	convex	baja	bajo	bajo	medio	medio	
LP2-10-40	13	30	28	7.7.4.4	0.5	bajo	convex	alta S-2.3	alto	bajo	alto	medio	
MO4-uf-1a	12.5		24	5.5.4.4		medio		alta S-2.3	no	bajo	alto	alto	
b	13.7		25	5.6.4.4		medio		alta S-2.3	no	bajo	alto	bajo	
MO4-uf-2a	2.8		18	3.3.3.3		alto		no	no	no	no	alto	
b	4.5		20	4.4.3.3		alto		baja	no	no	medio	alto	
c	10.5		26	7.6.3.4		medio		alta A	medio	medio	alto	medio	
d	13.5		26	7.6.3.4		bajo		alta A	medio	alto	alto	bajo	
MO4-uf-3a	7.1		12	1.2.2.1		alto		no	no	no	no	alto	
c	7.2		22	4.4.4.4		bajo		alta S-2.3	bajo	bajo	medio	alto	
c	5.7		24	5.5.4.4		bajo		alta S-2.3	medio	bajo	alto	medio	
LAII-6-19	11.5	30	26	7.7.3.3	0.5	medio	convex	media S-2	medio	bajo	bajo	medio	
LAII-15	7.5	20	22	5.5.3.3	0.5	alto-J	convex	baja	no	no	medio	alto	
SC 3-9	15	35	28	6.6.3.4	0.5	baja	convex	alta S-2	abierto	medio	alto	bajo	
SSE 18-110a	7.4		24	5.6.3.4		alto	convex	baja	no	medio	bajo	alto	
c	9.5		26	6.6.4.4		alto	convex	media S-2	no	medio	medio	entrec	
e	12.5		29	7.7.5.4		medio	convex	media S-2	no	alto	alto	entrec	
g	15	roc	30	7.8.5.4	0.33	medio	convex	alta S-2	no	alto	alto	entrec	
SSE 18-98	12.5		28	8.8.3.3		alto	convex	alta, A-c.k	alto?	alto	alto	bajo	

Ufimia cf. cerezoi

Sigla	Diam.	Long.	Nº	Form.	Sm	Pinn	Fosula	Diferenc	Hueco	Tabul	Rop	LMN	Otros
COU2-24a	1.3		11	1.1.2.1	no	alto	convex	no	no	no	no	alto	
b	1.9		12	1.1.2.2	no	alto	convex	no	no	no	no	alto	
c	3.3		16	3.3.2.2	car	alto	convex	no	no	no	no	alto	
d	5.5		19	4.4.2.3	car	alto	convex	baja	fosula	no	medio	alto	
e	5.2		21	5.4.3.3	car	alto	convex	baja	no	no	bajo	alto	
f	4.9		22	5.7.4.3	SmC	alto	convex	baja	no	no	bajo	alto	
g	7.3	20	24	5.7.4.3	SmC	alto	convex	media ?	fosula	no	medio	medio	
COU2-1a	4.5		20	4.4.3.3	no	alto	convex	no	alto	no	no	alto	
b	7.5		20	4.4.3.3	car	alto	convex	baja	no	no	no	alto	
c	11	23	20	4.4.3.3	car	alto	convex	baja	fosula	no	bajo	alto	
COU2-25	6.9		22	5.7.3.3	no	alto	convex	no	no	no	bajo	alto	
COU2-2a	4.7		17	3.4.2.2	no	alto	convex	no	no	no	bajo	alto	
b	7.6		22	5.5.3.3	no	alto	convex	baja	fosula	no	medio	alto	

Ufimia sp. 5

Sigla	Diam.	Long.	Nº	Form.	Sm	Pinn	Mural	Diferenc	Hueco	Tabul	Rop	LMN	Otros
SSE 14-9	10	roc	24	6.6.3.3	SmC	medio	Mur-M	media S-2		no	alto	medio	
SSE 14-2a	4				no	alto	Mur-G		no	bajo	bajo	alto	adaptation
b	8	roc	23	7.5.3.2	no	medio	Mur-G	media S-2	no	bajo	alto	alto	
SSE 1414a	8		18	3.3.3.3	no	alto	Mur-G	baja	no	no	bajo	alto	
b	9	roc	20	4.4.3.3	no	medio	Mur-G	media S-2	no	bajo	alto	alto	
SSE 14-23	10	roc	21	4.4.4.3	no	medio	Mur-G	baja	no	bajo	medio	alto	adaptation
SSE 14-7													

Ufimia sp. 4

Sigla	Diam.	Long.	Nº	Form.	Sm	Pinn	Mural	Diferenc	Hueco	Tabul	Rop	LMN	Otros
SSE 15-1a	9	37	22	5.5.4.4	curv	antipin	Mur-F	baja	alto	alto	bajo	medio	
b	10.5		22	5.5.4.4	ctra	antipin	Mur-F	baja	alto	alto	bajo	medio	
SSE 13-12	9	roc	21	4.5.4.4	ctra	antipin	Mur-F	media	alto	medio	medio	bajo	

***J-3) Grupo de *U. bradbournense* WILMORE, 1910: formas antipinnadas.-**

***J-3-1) Introducción.-**

Esencialmente, la idea del grupo que pretendemos expresar aquí corresponde a la del género *Rhopalolasma* HUDSON, 1936. Si se pudiera demostrar que todas las morfologías que entran dentro de dicho concepto, pertenecen a un grupo real, la denominación *Rhopalolasma* debería ser restituida como subgénero de *Ufimia*, que por tanto estaría dividido en *Ufimia* (*Ufimia*), referido a todas aquellas especies de desarrollo pinnado relacionadas con el grupo de *Ufimia carbonaria*, y *Ufimia* (*Rhopalolasma*), incluyendo todas aquellas de constitución antipinnada y simétrica .

Este grupo equivale también en parte al 2º grupo principal definido por SCHINDEWOLF, 1942: grupo de *Ufimia persymmetricum*. Dicha especie es del Pérmico superior de Bitauñi, Timor.

La única especie de este mismo grupo que proviene del Carbonífero inferior está descrita por este autor como *U. infracarbonicum*. WEYER, 1973, ya indica que dicha especie es idéntica a *Ufimia bradbournense* tal y como fue redescrita por HUDSON (1942b) y que la misma tiene prioridad. En nuestra opinión el nombre del grupo debe recaer en la especie que antes fue definida, en concreto *U. bradbournense*.

Otras especies descritas relacionables con *Rhopalolasma* son, por un lado las especies Viseenses *R. tachyblastum*, *R. simpecta* (ambas especies definidas por HUDSON en 1936 y reducidas a una sola, *U. tachyblastum* por WEYER, 1973) y *R. hudsoni* WEYER, 1973 (similar en edad y morfología a *U. tachyblastum*, aunque de tamaño algo menor) y por otro lado, las especies del Pérmico descritas por SCHINDEWOLF, 1942, *Ufimia persymmetricum*, *U. kobayasi* y *U. multitabulatum* (estas dos últimas fueron incluidas en el grupo de *U. isophyllum*, pero son formas antipinnadas y nosotros preferimos tratarlas aquí).

La dualidad morfológica observable entre *U. tachyblastum*-*U. bradbournense* del Viseense, se repite en cierto modo para *U. kobayasi*-*U. persymmetricum/multitabulatum* del Pérmico medio y superior, encontrándonos una vez más con fenómenos de homomorfismo.

Los caracteres esenciales que a nuestro juicio distinguen este conjunto del de *Ufimia carbonaria*, están íntimamente relacionados con la polarización de la región cardinal: el posicionamiento del lado cardinal en la zona convexa de la curvatura, aparece invariablemente en todos los integrantes del grupo. Esta polarización es la responsable del desarrollo de una marcada simetría bilateral, ausente en el desarrollo heterogéneo de la especie descrita con anterioridad, *Ufimia cerezoi*.

Otros rasgos también esenciales de este grupo son el mayor desarrollo de los septos menores (con tendencia a la contratingencia).

A lo largo de las descripciones intentaremos presentar argumentos suficientes, entre ellos los microestructurales, con los que finalmente intentaremos dar una opinión sobre la posible naturaleza (polifilética o no) de los dos grupos de especies utilizados (el de *U. carbonaria* frente al de *U. bradbournense*).

Por último diremos que la mayoría del material estudiado en este epígrafe entra sin problemas en la especie *U. bradbournense* en sentido estricto. Sin embargo existen varios subconjuntos formados por dos o tres ejemplares, (en general material insuficiente para definir con ellos especies válidas), cuyas tendencias en ciertos sentidos las diferencian de dicha especie y de las que no podemos describir formas intermedias con el grupo principal. Dichos subgrupos serán descritos como sp. 1, sp. 2 etc... y van a ser importantes a la hora de interpretar las relaciones de este grupo con el anterior.

* J-3-2) *Ufimia bradbournense* WILMORE, 1910

- *Sinonimia*: las especies *U. rylstonense* HUDSON 1942b (Viseense superior, zona D-2) y *U. infracarbonicum* SCHINDEWOLF, 1942 (Viseense superior, zonas III y IV de cefalópodos en Alemania), son consideradas sinónimas de *U. bradbournense* (Viseense superior, zona D-2).
- *Diagnosis*: Traducción de la diagnosis original de HUDSON (1942b, pg. 84): "*Rhopalolasma* con forma externa ligeramente curvada, en principio cornuta y posteriormente cilíndrica. Crecimiento regular. En estados adultos, sección ligeramente oval. Longitud variable (máximo de 60mm, habitualmente 15mm). Diámetro adulto constante, rondando los 12mm. Inserción serial de menores y mayores. Número septal adulto, 28, siendo 30 el número máximo de metaseptos observado. Septos rectos, radiales y de longitud y grosor variables: KL1, KL4, KL5, CL1 y CL4, largos y ropaloides; K, KL2, KL3, CL2 y CL3 cortos. Cardinal más corto que otros septos, sobre 1/3 del radio de la sección. Septos menores, inicialmente contratingentes pero posteriormente libres y, excepto los Km que son algo más largos, alrededor de 1/3 de la longitud del mayor adyacente. Estereocolumnilla marcada, que puede alcanzar cerca de los 2/3 del diámetro total. En la base del cáliz, sin embargo, los septos son lanceolados o en forma de listón, libres axialmente y sin formar estereocolumnilla. Fósula cardinal distinguible por un septo cardinal corto y los finales opuestos de los metaseptos cardinales, a menudo comunicada con el eje hueco de la estereocolumnilla. Fósulas alares sólomente distinguibles de otros interseptos por los metaseptos antípodos incipientes".
- *Comentario*: A nuestro juicio esta diagnosis es algo cerrada y en algunos puntos no concuerda con todas nuestras observaciones. En concreto las diferencias más acusadas se refieren a los ejemplares de mayor tamaño. En los ejemplares ingleses parece ser que los diámetros no superan los 12-13 mm, alcanzados ya a los 20 o 30 mm de longitud y mantenidos así incluso hasta 60 mm, lo que da como resultado una forma claramente cilíndrica ó "cornuta" como la describe el autor inglés. En nuestro conjunto los ejemplares largos pueden ser estrechos como los ingleses, pero también más anchos (llegando incluso hasta los 16mm). En dichos ejemplares más anchos, además se produce una mayor inserción septal (hasta 36 septos), como es de esperar cuando el diámetro sigue aumentando, sin que se contradigan los valores de densidad septal indicados en la diagnóstico. Pensamos que esta diferencia es menor, explicable quizás a que nuestra muestra es mucho más dispersa, menos numerosa y quizás genéticamente más variada, proveniente de varios afloramientos, con la consiguiente posibilidad de que la variabilidad registrada sea mucho mayor que la que se obtiene de una muestra tan homogénea como la descrita por HUDSON.

*3-2-1) *Material*.-

19 ejemplares de distribución dispersa. De todos ellos, unos cuatro, provenientes de SSE/18, son ejemplares fragmentarios consistentes en mitades longitudinales incompletas.

*En la cuenca de Los Santos de Maimona los 6 ejemplares recogidos son los siguientes:

En la parte superior de la unidad 3 en Cerro Armeña, un ejemplar, CA/24-2, de tamaño medio y algunos caracteres intermedios con el grupo de *U. cerezoi*.

En la unidad 6, 5 ejemplares, todos ellos formas típicas, distribuidos del siguiente modo: en Las Pilitas, LP1/7-25 (tamaño medio) y LP2/8-65 y **LP2/10-34** (tamaños máximos); en los Mogotes 4, MO4'/uf-1 (similar a LP1/7-25) y MO4'/uf-5 (también cercano pero incompleto). Todos ellos, excepto los de LP, están incluidos en la roca.

*En Guadiato, el número de ejemplares recogidos es mayor, unos 12, provenientes en su mayoría de la Sierra de la Estrella, principalmente nivel 18. Los ejemplares son:

En el Couce, un ejemplar de tamaño medio incluido en la roca, COU2-35.

En la Sierra de la Estrella: SSE/15-3 (ejemplar de tamaño grande); en SSE/18, según tamaños crecientes, **SSE/18-55** (mitad long.), SSE/18-90 (idem), SSE/18-31, SSE/18-38, SSE/18-10, SSE/18-97 (mitad long. correspondiente a un ejemplar grande) y **SSE/18-3** (tamaño grande).

En el corte de Arroyo de La Juliana o San Antonio dos ejemplares: **SA/2-66** y SA/3-17, ambos de tamaño medio.

***3-2-2) Forma externa (fig. 97).-**

El intervalo de variación en longitud y diámetro máximo, así como la profundidad del cáliz muestran valores muy parecidos a los observados en el conjunto de *U. cerezoi*. Sin embargo es cierto que la forma externa de ambos conjuntos es diferente.

Pensamos que lo que realmente caracteriza la diferencia es en realidad la regularidad en el perfil, que corresponde a una forma de curvatura marcada y regular y la total ausencia de cálices abiertos en *U. bradbournensis*.

Esto queda claramente manifiesto en los ejemplares de mayor tamaño (por ejemplo SSE/15-3, con 50mm de longitud por 16mm de diámetro máximo o LP2/10-34 con 45 por 13mm), que acaban desarrollando una tendencia cilíndrica (ver esquemas en la fig. 97). A pesar de todo la variabilidad es evidente si observamos los valores de otro de los ejemplares de tamaño grande, SSE/18-3 (35mm de longitud por 15mm de diámetro máx.), que nos indican que este ejemplar, pese a su gran desarrollo, distó mucho de verificar un crecimiento cilíndrico como el de los dos anteriores.

Fuera de los valores extremos, la mayoría de los ejemplares varían entre 20 y 30 mm de longitud y 10-12 mm de diámetro máximo que son los valores típicos de la colección original de HUDSON.

Los cálices, como decíamos, nunca son abiertos, sino claramente tubulares, de modo que en ellos no se observa un aumento del diámetro respecto a la longitud y profundidad del mismo.

La muralla externa es muy fina y lisa, aunque algunos ejemplares, como LP2/10-34, desarrollan una estereozona septal realmente gruesa, formada por las bases de menores y mayores, engrosadas, hecho que se hace notar en el aspecto de dicha estructura en la región calicular.

No se observan fenómenos de fijación al sustrato y tampoco rejuvenecimientos.

***3-2-3) Morfología interna.-**

***3-2-3-1) Introducción.-**

La morfología interna está caracterizada por un desarrollo antipinnado, con la región cardinal siempre desarrollada en un lado convexo bien definido. Este carácter o conjunto de caracteres, al ser común para todos los ejemplares no ha sido introducido en la tabla de variabilidad, en donde sólo hemos indicado aquellos valores sujetos a diferencias apreciables (las variables por tanto, respecto al grupo de *U. carbonaria*, son necesariamente diferentes).

Este desarrollo antipinnado se verifica produciendo una marcada simetría bilateral entre

los dos hemisferios, derecho e izquierdo respectivamente. Más tarde veremos cómo dicha simetría, que es también diagnóstica de la especie, se refleja en la simetría de la fórmula septal y en la simetría de las reducciones septales.

Respecto al grupo de *U. carbonaria* es notable el mayor desarrollo que alcanzan los cuadrantes cardinales (hasta 5 y 6 septos, cuando en el otro grupo la variación se situaba entre 3 y 4 septos por cuadrante). La situación en la región convexa de los citados cuadrantes les da un mayor recorrido, de modo que tienen más espacio para su desarrollo y conformación, además de llegar a provocar una sección oval como la descrita por HUDSON en la diagnóstico incluida con anterioridad.

Una vez más dicho tipo de disposición da lugar a la formación de una fósula cardinal de aparición tardía (normalmente, excepto en los ejemplares más cilíndricos, dicha fósula se forma una vez ya ha comenzado el adelgazamiento de la región antípoda). La forma de dicha fósula es de amígdala, similar a la descrita para otros taxones antipinnados como *Cyathaxonia rushiana*, *Cania griffithoides*, *Claviphyllum? sandoi* etc...

En algunos ejemplares se desarrollan, ya en el cáliz, estructuras de aspecto heterogéneo asociadas a fenómenos microestructurales de crenulación (ver microestructura). Dichas estructuras consisten en carenas y flancos septales de desarrollo irregular y bordes de las estructuras de trazado ondulado. Estas estructuras aparecen en ejemplares de mayor tamaño (SSE/18-3).

**3-2-3-2) Cortes juveniles de individuos adultos.-*

HUDSON indica que en las secciones juveniles observadas por él, la diferenciación septal propia de *Ufimia* se alcanza al poco de comenzar el estado neánico, a 2-2,5 mm de diámetro. Además describe que la relación de los finales axiales de los septos para las citadas dimensiones parecen describir una zona axial masiva, que sería el comienzo de una estereocolumnilla. Como ya hemos indicado para otros taxones, el término estereocolumnilla hace referencia a una estructura similar a un hueco axial relleno de tejido estereoplásmico, más que a una columnilla axial en sentido estricto.

Este "hueco axial" juvenil se observa en la sección a 2,7 mm de COU2-35. Sin embargo no aparece en secciones de diámetro similar en MO4/uf-1. Dado que los demás caracteres del resto de cortes en ambos ejemplares es bastante parecido, cabe pensar que la hoquedad axial juvenil no es un carácter regular sino más bien producto de la variabilidad.

De hecho la evolución de COU2-35 no conoce un estadio posterior en el que la citada oquedad alcance un mayor desarrollo, sino todo lo contrario. Por otro lado, muchos ejemplares sí acaban desarrollando una abertura axial, aunque ésta nunca sea excesivamente notoria (ejemplar SSE/18-31, fig. 96-3).

Figura 96.- Morfología interna para el plexo de variación de *Ufimia bradbournense* en la Sierra de la Estrella.-

** Ufimia bradbournense:*

1.- SSE/15-3. Sección transversal. 2a-c.- SSE/18-38. S. seriadas. 3.- SSE/18-31. Sección transversal.

** Ufimia sp. 1:*

4.- SSE/12-1. Sección transversal. 5a-c.- SSE/10-29. S. seriadas. 6a-c.- SSE/12-4. S. seriadas.

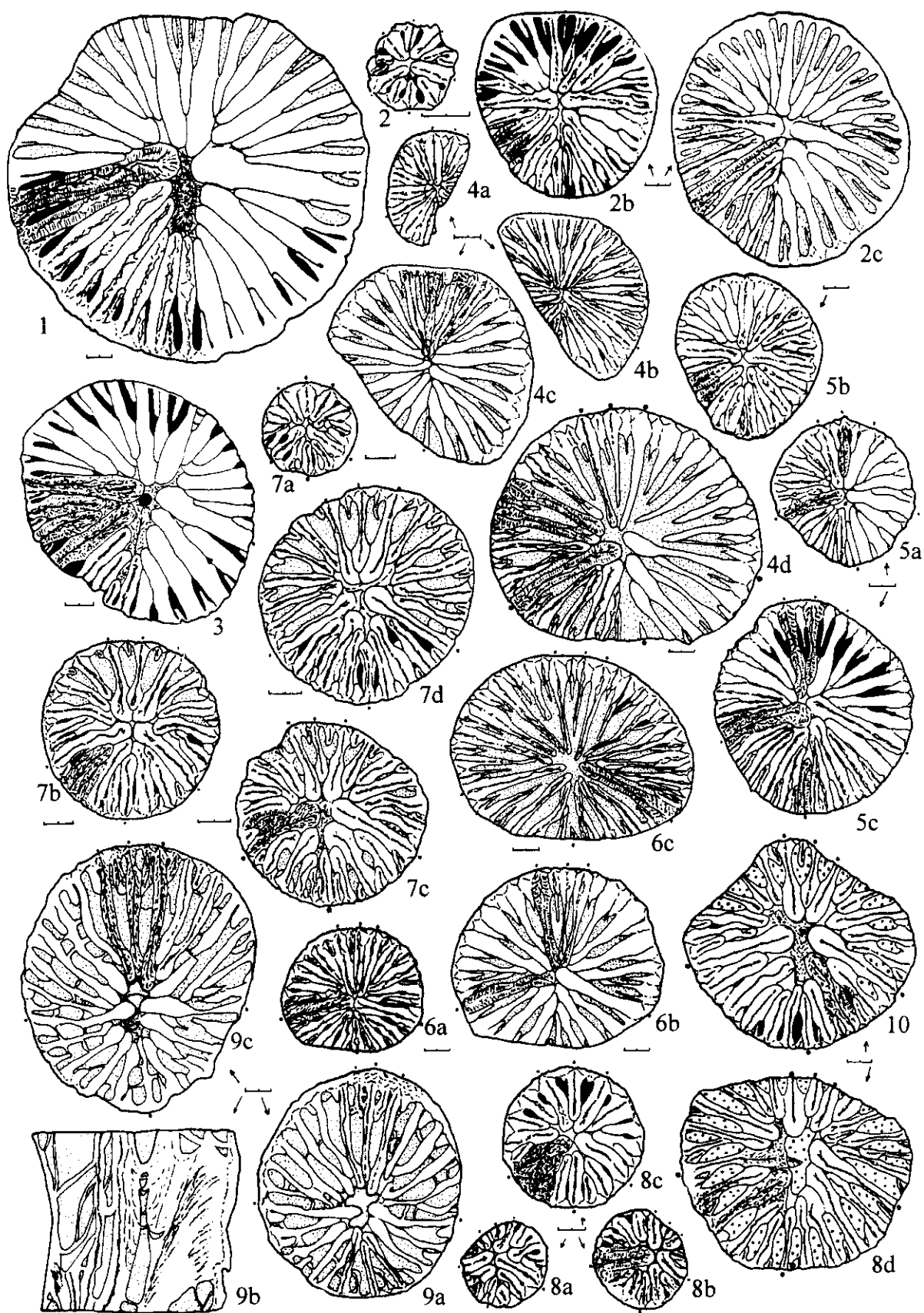
** Ufimia sp. 3:*

7a-d.- SSE/18-61. S. seriadas. 8a-d.- SSE/18-14. S. seriadas.

** Ufimia sp. 4:*

9a-c.- SSE/15-1. Secciones transversales y sección longitudinal (9b).

La escala de todos los ejemplares es la misma: 1 mm.



La disposición septal en estos cortes juveniles es en general radial o ligeramente antipinnada, aunque a diámetros bajos, como para el ejemplar MO4/uf-1 (lám. XXVII-8) puede aparecer una disposición ligeramente pinnada que indica cierta relación con otras formas pinnadas, como pueden ser las del grupo de *Ufimia carbonaria*.

** 3-2-3-3) Forma septal, zona axial y tabulario.-*

Como decíamos arriba, la especie se caracteriza por el desarrollo de una gran compacidad, con escasa apertura interseptal y, sobre todo, por la formación de una región axial masiva, denominada por otros autores estereocolumnilla.

Todo ello está intimamente relacionado con la forma septal. Al contrario de lo que describíamos para *Ufimia cerezoi*, la forma septal en *U. bradbournensis*, no es claramente ropaloide, sino que los septos son gruesos en toda su longitud. Las láminas medias sin embargo, rara vez se funden en la región axial y es por esto que la misma parece tener un desarrollo más independiente. Sin embargo la individualización de los septos tiene lugar tempranamente, formándose los finales septales que están ligeramente engrosados (en los casos más engrosados hemos colocado la R de ropaloide en la tabla de variabilidad, en el casillero que describe los finales septales).

Estos finales redondeados no están realmente fundidos, aunque su contorno circular provoca la posible formación de una zona de sumidero entre todos ellos (con esta posibilidad hemos definido la variable de la tabla "hueco axial" con tres estadios de desarrollo).

Como decíamos más arriba esta región nunca llega a desarrollarse demasiado y en cualquier caso su apertura es intermitente. Corroborando lo dicho, podemos observar la sección longitudinal del ejemplar incompleto SSE/18-55, donde la zona axial desarrolla alguna dehiscencia tabular que además de ser claramente deprimida, define la citada intermitencia a lo largo del eje.

Paralelamente a la región axial se desarrollan también los rellenos estereoplásmicos de la fósula cardinal (ambas regiones deprimidas pueden estar en contacto). En la zona más periférica de dicho lóculus, se sitúa un septo cardinal que tempranamente reduce su longitud a la mitad del radio de la sección. Sin embargo dicha longitud, una vez alcanzada, se mantiene hasta la misma formación de la fósula, en la parte alta del cáliz.

En suma, la compacidad de la estructura es muy marcada y los interseptos sólo están definidos en la región calicular. Esto conlleva una marcada escasez de tábulas. Por contra el estereoplasma fibroso de la región externa del septo alcanza mayor desarrollo.

**3-2-3-4) Descripción de la simetría en la disposición septal: fórmulas y reducciones.-*

Las fórmulas septales en la base del cáliz son en general simétricas, existiendo 7 de 19 casos posibles, en los que se desarrolla una fórmula parcialmente asimétrica (ver la tabla).

Los cuadrantes antípodos varían entre 6 y 7 septos en la mayoría de los casos, existiendo la posibilidad de 8 e incluso 9 en los ejemplares de mayor tamaño (por ejemplo LP2/8-65, que por otro lado es el ejemplar con mayor diámetro, alrededor de los 17 mm).

En los cuadrantes cardinales el número más normal son los 5 septos, aunque también es corriente alcanzar los 6 (en cuatro casos los dos cuadrantes con 6, en otros cuatro casos un cuadrante con 5 y el otro con 6).

Dado que la estabilización de los cuadrantes cardinales es anterior a la de los cuadrantes antípodos, el número adulto de septos cardinales (5-6 septos por cuadrante); es alcanzado por la mayoría de los ejemplares a pesar de un menor diámetro. Sin embargo en los cuadrantes antípodos el número máximo de septos sí se correlaciona con un diámetro mayor.

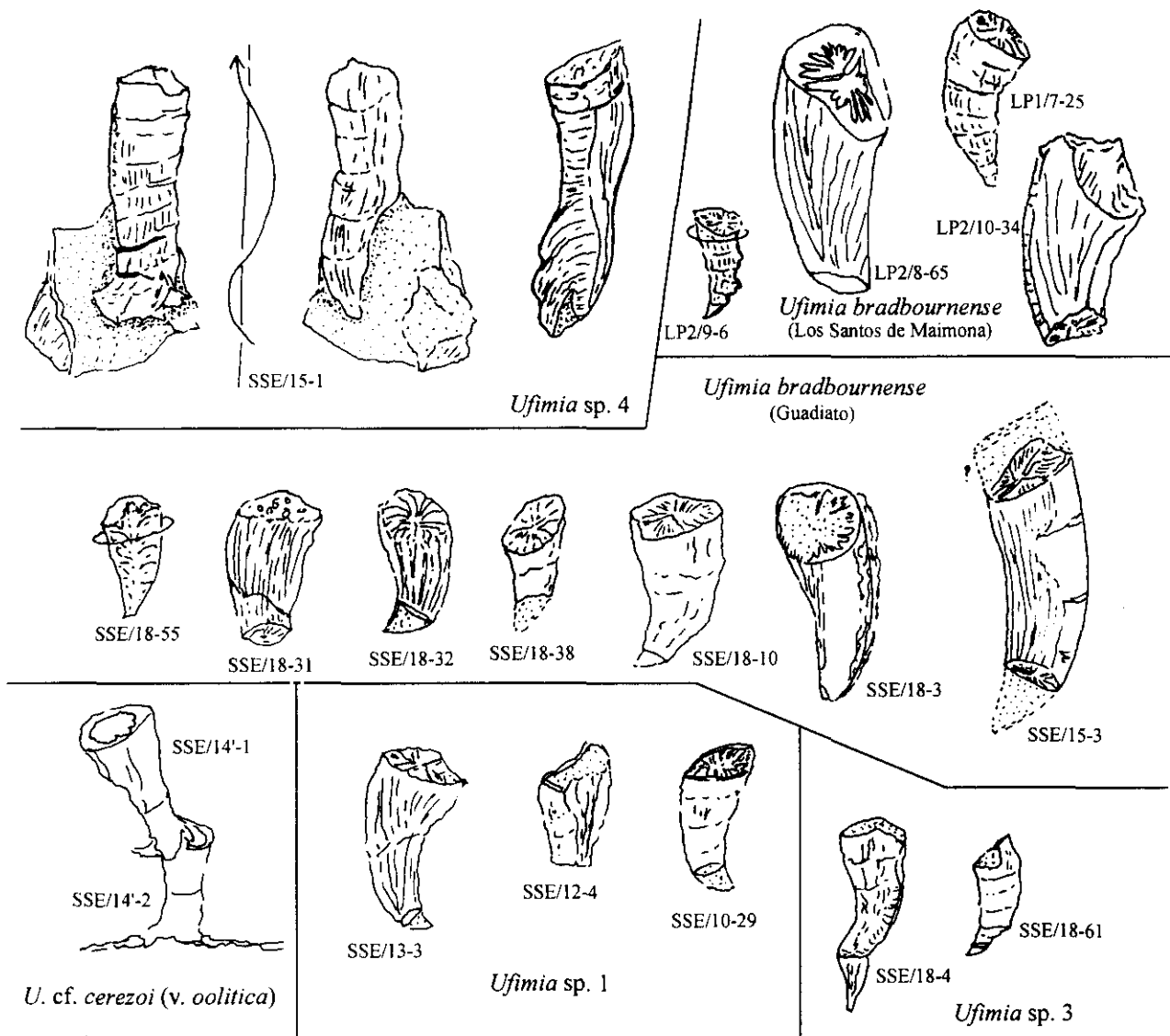


Figura 97: Formas externas en diversas especies de *Ufimia*.

En suma el número septal varía entre 28 y 32 septos, con un caso de 26 septos, dos con 34 y uno con 36. Normalmente ejemplares de mayor diámetro alcanzan mayores valores, por ejemplo, LP2/8-65, con 17 mm y 36 septos o SSE/18-3, con 15 mm y 34 septos. Otros ejemplares grandes y claramente maduros muestran relativamente un menor número de septos, como por ejemplo SSE/15-3, fig. 96-1, con 16 mm y 32 septos mayores.

Dada la gran dispersión de los ejemplares estudiados, no es raro observar valores tan diferentes, máxime cuando la variabilidad en este carácter es también bastante elevada en conjuntos menos dispersos como, sin ir más lejos, *U. cerezoi*. Sin embargo es obvio que la densidad septal de *U. bradbournensis* es claramente mayor que la del resto de "Ufimias" (hecho aún más remarcado por el desarrollo de los menores).

Respecto a la simetría de las reducciones septales, rasgo muy importante para HUDSON, los datos que incluimos en la tabla han sido separados en cuadrantes cardinales y antípodas para una mejor caracterización.

La primera letra de ambas casillas hace referencia a la intensidad de la diferenciación. En los cálices de todos los ejemplares estudiados dicha intensidad es alta. Como dicho estadio de intensidad aparece ya a los 6 mm, no es raro que ejemplares de menor tamaño alcancen también una intensidad alta de diferenciación. Por otro lado la maduración completa de este carácter se alcanza cuando los cuadrantes cardinales se estabilizan en sus 5-6 septos de media, que también han sido más o menos completados a los 6-7 mm de diámetro.

La segunda parte de ambas casillas hace referencia, a si son simétricas las reducciones o asimétricas (S ó A) y, en el caso de ser simétricas, cuáles son los septos reducidos (el 2, o los 2,3).

En los cuadrantes cardinales existen 16 casos con reducción simétrica, 15 del tipo S-2,3 y 1 del tipo S-2 (COU2-35, con sólo 4 septos en cada cuadrante). Los 3 casos restantes son asimétricos (los dos ejemplares de San Antonio y LP1/7-25, lám. XXVII-7). En los cuadrantes antípodas, de los 15 casos con simetría cardinal S-2,3, 11 presentan la misma simetría en los cuadrantes antípodas, 2 son asimétricos, 1 es simétrico del tipo S-2 y en el último caso la región antípoda no se conserva. De los 3 ejemplares asimétricos en los cuadrantes cardinales, LP1/7-25 es simétrico S-2,3 y los dos ejemplares de San Antonio son simétricos de tipo S-2. Por último, el único ejemplar simétrico S-2 en los cuadrantes cardinales, es sin embargo simétrico S-2,3 en los cuadrantes antípodas.

De todos estos datos podemos sacar las siguientes conclusiones:

-El número septal en los cuadrantes cardinales no baja de 5 septos y cuando lo hace la simetría es del tipo S-2. Por tanto la simetría más repetida en ambos cuadrantes es S-2,3.

-La simetría es alta en comparación con los datos de *U. cerezoi* (los casos de asimetrías son realmente escasos, aún más que los de las fórmulas septales).

-Dicha simetría no es afectada por el tamaño final de los ejemplares porque se establece en fases tempranas de la ontogenia (entre los 6-7 mm de diámetro).

En comparación con las especies descritas por HUDSON (e incluidas en una sola por WEYER, 1973), *U. bradbournense*, con reducción de tipo S-2,3 en ambos cuadrantes y un mayor desarrollo en longitud, frente a *U. rylstonense* con reducción S-2,3 en los cuadrantes antípodas y reducción S-2 en los cardinales, además de un menor desarrollo de formas cilíndricas, los ejemplares analizados claramente pertenecen a *U. bradbournense* en sentido estricto, existiendo algún ejemplar de tipo *U. rylstonense* y también algunas formas intermedias. La ausencia de *U. rylstonense*, que por el contrario alcanza el 51% en Rylstone, es difícil de explicar ya que HUDSON sólo estudia detalladamente la variabilidad de la forma externa.

Para responder si la ausencia de las formas con reducción de tipo S-2 en nuestros

afloramientos se debe a causas estratigráficas deberíamos estudiar la correlación y variabilidad del diámetro, momento de estabilización de los cuadrantes cardinales, número septal final de los ejemplares y esquema microestructural preponderante en la colección inglesa.

***3-2-3-5) Muralla y septos menores.-**

Todos los ejemplares analizados muestran gran desarrollo de los septos menores, que también aparecen tempranamente, pero que no se desarrollan en toda su longitud hasta que la estructura comienza a abrirse en las cercanías de la base calicular.

La estructura de los septos menores es igual a la de los mayores adyacentes sobre los que suelen estar apoyados. La tendencia a la contratingencia se amortigua hacia el cáliz, aunque siempre está presente.

Los septos menores alcanzan entre 1/4 y 1/3 de la longitud del mayor adyacente, aunque en el caso de los Km, la longitud puede llegar hasta 1/2.

La muralla, como decíamos al principio, es muy fina. En su lugar puede desarrollarse una estereozona septal por engrosamiento de las bases septales menores y mayores. El caso de LP2/10-34 (lám. XXIX-5) es extremo, pero la estereozona se desarrolla en otros ejemplares del conjunto.

***3-2-4) Microestructura.-**

El esquema que mejor describe la microestructura de esta especie, al menos en los ejemplares estudiados por nosotros, es el esquema que hemos denominado tripartito.

Las láminas medias están inicialmente formadas por LMN aunque hacia el cáliz, las mismas sufren procesos de apertura más o menos completos que dan lugar a LMC aserradas en los ejemplares donde el proceso es más intenso.

La segunda capa, en contacto con la lámina media, consiste en una región de diedro lamelar normal. Estos diedros están mejor desarrollados en las fases juveniles, siendo reducidos hacia el cáliz en favor de una tercera capa externa de características fibronormales.

La extensión de unas fases y otras es bastante variable, existiendo ejemplares principalmente lamelares y con escasa aperturas, frente a otros con diedros reducidos a las bases septales y capa fibronormal muy desarrollada, que llega a ser única en los finales axiales de los septos.

Esta variabilidad hemos intentado expresarla mediante tres casillas diferentes. En la 1ª hemos colocado los caracteres de la lámina media, pudiendo ser LMN más o menos completa, LMN a LMC incipiente (aperturas estrechas) o LMC más o menos completa, pudiendo ser ésta, LMC vermicular (pocos casos) o aserrada.

En la segunda casilla hemos consignado las características de las bases septales. Dichas regiones de los septos pueden ser normales o crenuladas. El término crenuladas hace referencia al proceso de crenulación del tejido lamelar o fibroso que puede aparecer en los ejemplares más maduros y que provoca la disminución del tamaño de los microelementos lamelares, así como la ondulación generalizada, que conlleva la aparición de dominios de 2º orden (dominios fasciculares) y que puede llegar a reflejarse en el borde externo de la estructura.

En la tercera casilla hemos reflejado los caracteres de los finales septales ya que describen a la perfección el estado de desarrollo del conjunto de la microestructura. Así, cuando los finales septales son principalmente lamelares, en donde las lamelas surgen directamente de los diedros, disponiéndose concéntricamente alrededor del final de la lámina media, hemos denominado la tipología como lam o también como Rlam, ya que al carácter lamelar puede ir unido una forma algo ropaloide (no tan claramente desarrollada como en el caso de *U. cerezoi*). Existen algunos

casos en los que no se observan con nitidez estos finales, principalmente en algunos cortes juveniles; en estos casos hemos utilizado "unidos", refiriéndonos al carácter fusionado de los mismos.

Por último hemos referido mediante el término "fibroso" o simplemente fibr. los casos más diferenciados de corales en los que las capas lamelares concéntricas van siendo sustituidas por láminas fibronormales que llegan a formar todo el final septal. Cuando la tipología es intermedia hemos colocado el término "medio" y cuando además de fibroso continúa siendo ligeramente ropaloide hemos colocado Rfibr.

Observando la tabla podemos hacer varias observaciones. En primer lugar diremos que la variación que describen los citados términos es ontogénica y más o menos se observa en la mayoría de los ejemplares. En segundo lugar, y este es el principal factor de variabilidad, la aparición y desarrollo del proceso de diferenciación tiene lugar a diferentes diámetros según cada ejemplar.

SSE/15-3, además de uno de los más grandes (15 mm de diámetro) es el ejemplar que alcanza una microestructura estereoplásmica completamente fibrosa a la que se le une un mesoplasma abierto que en las zonas más desarrolladas es aserrado (lám. XXIX-8).

Que el desarrollo fibroso no depende únicamente del tamaño lo demuestran ejemplares como SSE/18-3, ejemplar muy maduro y de tamaño grande (14,5 mm de diámetro) con fenómenos caliculares de gerontismo (carenas irregulares y tubérculos, fig. 95-5) que sin embargo no llega a ser totalmente fibroso. También el desarrollo fibroso de SSE/18-38, ejemplar que no supera los 12 mm, llega a ser importante (más que en SSE/18-3) y aparece pronto en la ontogenia.

Sin embargo la mayoría de los ejemplares con dimensiones típicas de la especie son más lamelares que fibrosas, existiendo dos ejemplares de caracteres intermedios con los descritos para *Ufimia cerezoi*. Nos referimos principalmente al ejemplar CA/24-2, lám. XXIX-6) (y en menor medida a MO4'/uf-5), cuyos septos principalmente lamelares desarrollan finales ropaloideos y LMN entrecortadas típicas de *U. cerezoi*. Este ejemplar es el único que da argumentos más claros para la relación entre ambos grupos, como veremos en la discusión.

A nivel microelemental tenemos las variaciones típicas, por un lado de los microelementos en el esquema tripartito y por otro las transformaciones que sufren en los procesos de crenulación.

Los microelementos de las LMN se organizan de modo similar al descrito para *U. cerezoi*, es decir, con organización incipiente en cremallera. Sin embargo la inestabilidad de estas LMN es mucho mayor y las aperturas son más corrientes. Las LMC incipientes y estrechas, de morfología vermicular son de componentes granulo-fibrosos, sin embargo en las regiones de LMC aserrada es más corriente observar un aspecto más claramente fibroso de los microelementos, aunque en ningún caso hayamos podido observar fascículos de eje y líneas de impurezas tan típicas en los mesoplasmas aserrados de otros taxones.

La sección realizada en el cáliz de SSE/18-3 muestra la independencia que llega a alcanzar el mesoplasma respecto del estereoplasma, fase que se demuestra como de secreción claramente posterior. En el dibujo adjunto (fig. 95-5) observamos cómo parte de los septos menores sólo están formados por mesoplasma vermicular aún sin recubrir.

Los microelementos lamelares de los diedros normales son lamelas bastante desarrolladas en longitud, y de trazado o bien rectilíneo o en algunos casos ondulado. Hacia el cáliz de los individuos en los que se detectan fenómenos de crenulación, la ondulación del tejido lamelar se intensifica y los microelementos disminuyen de tamaño. A pesar de esto la diferenciación entre la capa interna lamelar y la capa externa fibronormal es nítida en casi todos los ejemplares,

excepto en algunos como LP2/10-34, en el cual una fase de máximo desarrollo fibroso llega a ser sustituida en la parte superior del cáliz por una fase final en el que vuelve a aparecer tejido lamelar, pero intercalado en capas entre el tejido fibroso predominante (fig. 95-1).

El tejido fibronormal al que hacemos referencia está constituido de microelementos de gran tamaño y grosor en las regiones en las que esta capa externa del estereoplasma surge directamente del tejido lamelar de los diedros. Esto es así debido al gran tamaño de las lamelas que son el tejido basal del que surge la capa fibronormal.

3-2-5) *Correlación de las observaciones externas, internas y microestructurales.

Los ejemplares estudiados muestran un conjunto de rasgos en los que se puede inferir una correlación que explique la morfología externa en función de la morfología externa y esta a su vez en función de la disposición microestructural.

La microestructura se caracteriza por la inestabilidad de sus LMN que pasan a formar LMC aserradas con cierta facilidad. Además la capa fibrosa externa tiende a ser predominante. En comparación con *Ufimia cerezoi*, el cambio microestructural que afecta directamente a la forma septal (menos ropaloide en *U. bradbournense*) parece estar directamente relacionado con un menor desarrollo de tábulas y esta escasez de tábulas, a su vez se puede relacionar con un tipo de cáliz diferente, más tubular y vertical y con un desarrollo mucho más marcado de la simetría bilateral en *U. bradbournense*.

Los citados cambios o diferencias tienden a resolverse con formas externas de desarrollo cilíndrico como las descritas por HUDSON, pero la aparición de dichas formas no es estrictamente necesaria para explicar las diferencias, ya que de hecho pueden observarse formas cilíndricas también en la variabilidad de *U. cerezoi* (ejemplar SC/3-9).

Así deducimos que el tipo de cáliz es realmente la gran diferencia entre las formas abiertas de septos claramente ropaloides y lamelares, como *U. cerezoi* (e incluso la forma antipinnada *U. tachyblastum*), y las formas cerradas del grupo que nos ocupa. Restringir la diferencia al tipo de cáliz tiene algunas ventajas, por un lado evita la necesidad de encontrar formas claramente cilíndricas y por otro da cuenta de la evolución ontogénica claramente diferente en ambas tipologías caliculares.

***J-3-3) Formas antipinnadas más o menos cercanas a *U. bradbournense*.**

3-3-1) *Introducción.

Para terminar la descripción de las distintas formas de *Ufimia* pasamos ahora a describir varios grupos de ejemplares de construcción antipinnada cuyas variables les alejan más o menos claramente del grupo principal de *U. bradbournense*. Estos grupos están formados por pocos ejemplares y en algún caso repiten tendencias en afloramientos diferentes, sin poderse decir si en concreto tales tendencias determinan una misma especie o más bien variantes de la especie principal (en este caso *U. bradbournense*). Para la exposición de estas formas representadas por escasos ejemplares que más o menos parecen corresponder a especies diferentes, hemos pensado que lo mejor es utilizar nomenclatura abierta. La numeración utilizada es correlativa con la mayor o menor lejanía que le suponemos a cada grupo respecto al grupo principal ya descrito.

***3-3-2) *Ufimia* sp.1**

3-3-2-1) *Descripción.

En este primer grupo incluimos cuatro ejemplares, uno de ellos claramente intermedio

con el grupo principal. Los ejemplares son: SSE/10-29 (forma intermedia, fig. 96-5, lám. XXVIII-5), SSE/12-1 (fig. 96-4, lám. XXVIII-6), SSE/12-4 (fig. 96-6, lám. XXVIII-7) y SSE/13-3.

Los tres ejemplares principales corresponden a formas de dimensiones medias, similares a la de los ejemplares de tamaño medio del grupo principal.

Las diferencias son las siguientes:

- Disposición septal claramente radial, sin simetría bilateral, con una marcada amortiguación de la diferenciación septal, que hace incluso difícil la identificación de los Protoseptos.

- Clara disminución en la densidad septal para diámetros máximos comparables. Los septos insertados no exceden de 4 en los cuadrantes cardinales, ni de 6 en los cuadrantes antípodas.

- Forma septal adelgazada hacia el eje, nunca ropaloide, de bases engrosadas y finales delgados finos.

- Microestructura preferentemente fibrosa que desarrolla crenulación, característica que sólo aparece en el grupo principal, en aquellos ejemplares de mayor tamaño y más maduros.

3-3-2-2) *Discusión.

Por los datos y argumentos expuestos se podría aventurar que los ejemplares estudiados no corresponden ni siquiera al género. Sin embargo las citadas diferencias no son tan intensas que no se pueda reconocer la relación de estos ejemplares con el grupo principal. De hecho lo difícil, como veremos a continuación, es separarlos.

Así el ejemplar SSE/10-29, fig. 96-5) puede ser considerado una forma intermedia. En este ejemplar podemos observar los citados caracteres y diferencias pero en un estadio intermedio. Para un tamaño medio, este ejemplar muestra una distribución septal propia del grupo principal, aunque tiene una diferenciación algo menos intensa.

Al contrario que los ejemplares de dimensiones similares de *U. bradbournense*, que son claramente lamelares, la microestructura de este ejemplar es claramente fibrosa y llega a mostrar crenulación, como es típico de los otros tres ejemplares estudiados.

Este desarrollo intermedio podría sugerir que los ejemplares de esta especie son una variedad local de *U. bradbournense* y que por tanto, la radialidad, la pérdida de la simetría bilateral y las otras diferencias son caracteres derivados desde el grupo principal.

Considerar este grupo como una especie nueva es complicado ya que dada la escasez del material, aún habría que demostrar, mediante el estudio de material adicional, que realmente no se trata de variantes dentro del grupo principal de *U. bradbournense*.

***3-3-3) *Ufimia* sp. 2**

3-3-3-1) *Descripción.

Este grupo formado por 4 ejemplares de pequeño tamaño provenientes de la cuenca de Los Santos es algo más heterogéneo que el grupo anterior. De los cuatro ejemplares (CA/24-?, fig. 93-15 y lám. XXVII-10; LP2/9-6, lám. XXVII-11; LP2/8-24, fig. 93-14 y LP2/9-12) LP2/9-12 tiene caracteres intermedios con *U. cerezoi* en el sentido de no ser completamente antipinnado. Este ejemplar, cuyo diámetro máximo es 6,5 mm es una forma claramente estrecha que a esta longitud está ya formado y que incluso desarrolla un hueco axial. Sin embargo el desarrollo de un septo cardinal acortado y una fósula cardinal incipiente, le convierten en un ejemplar, también cercano a *U. cerezoi*.

Los otros tres ejemplares son claros componentes del grupo antipinnado de *U. bradbournensis*. En este caso, la semejanza con los dibujos de *U. hudsoni* son más notorios, ya que los septos son menos ropaloides, la densidad septal es menor y los septos menores están más reducidos y llegan a estar centrados en el intersepto. Que estos ejemplares son formas maduras lo demuestra claramente la aparición de septos menores en CA/24-? que no supera los 6 mm de diámetro, el aspecto de la microestructura, los valores de longitud respecto a los de los diámetros máximos y la gran diferenciación del aparato septal.

***3-3-3-2) Discusión.-**

La semejanza entre este grupo y el próximo es meramente numérica. En nuestra opinión en ambos casos se trata de formas micromórficas derivadas de un grupo central similar. Dichas formas sólo se asemejan en ser micromórficas.

Demostrar esta idea equivale a discutir de lleno la validez de la especie *U. hudsoni*, definida con muy escaso material, aparentemente no asociado a otra fauna coralina. Pensamos que para argumentar que tales grupos formados por ejemplares de tamaño reducido son especies reales tenemos que encontrar un conjunto suficientemente numeroso respecto al grupo total de formas asociadas.

***3-3-4) *Ufimia* sp. 3**

***3-3-4-1) Descripción.-**

En este tercer grupo incluimos dos ejemplares de la Sierra de la Estrella, SSE/18-61 (fig. 96-7, lám. XXVIII-9) y SSE/18-14 (fig. 96-8, lám. XXVIII-8 y lám. XXIX-7). Ambos ejemplares son de tamaño claramente menor al de las *Ufimias* del grupo principal en el sentido de que para un diámetro máximo de 9,5 mm desarrollan una longitud que es propia de un ejemplar de mayor anchura (hasta 29 mm en el ejemplar 18-14).

Las diferencias principales son las siguientes:

- Diámetro menor para valores de longitud comparables.
- Densidad septal ligeramente menor.
- Cáliz ligeramente abierto, no tubular, con tendencia al desarrollo de un hueco axial.
- Diferenciación septal marcada tempranamente y forma septal claramente ropaloide.
- Septos menores contraclinados pero de escaso desarrollo.
- Microestructura predominantemente lamelar, con LMN completas hasta el cáliz, aunque a esta altura se observa un comienzo de crenulación.

***3-3-4-2) Discusión.-**

Los ejemplares considerados, a pesar de ser claramente antipinnados y por tanto escasamente relacionables con el grupo de *U. carbonaria*, tiene caracteres por lo demás similares a este grupo. La tendencia, que podemos denominar ropaloide, recuerda la de las especies del Viseense inferior, *U. tachyblastum-simpecta* HUDSON, 1936, o aún más a la de la especie alemana *U. hudsoni* WEYER, 1973.

Las especies inglesas son claramente más grandes y de densidad septal menor, sin embargo *U. hudsoni* tiene dimensiones similares, aunque la densidad septal sigue siendo más baja que la de nuestros ejemplares (22 septos frente a los 24-25). Otra diferencia sería la de los septos menores que en las especies del Viseense inferior no son contraclinados sino regulares.

La apertura axial y la forma ropaloide de los septos coincide con un cambio en la forma del cáliz. El crecimiento de estos dos corales es quizás más parecido al descrito para *Ufimia*

cerezo, es decir irregular y más abierto en el cáliz, que al crecimiento tubular observado en *U. bradbournense*. Esta puede ser la causa de las principales diferencias respecto al grupo central. Sin embargo el parecido también es grande con los ejemplares más pequeños de *Ufimia bradbournensis* como SSE/18-31.

La tendencia micromórfica representada por estos dos ejemplares de SSE, aparece también en varios ejemplares de la cuenca de Los Santos (ver grupo anterior), aunque los rasgos son ligeramente diferentes.

La utilización de la especie alemana para incluir estos dos ejemplares parece inadecuada por varios motivos. Por un lado dicha especie fue definida con material claramente insuficiente (dos ejemplares) y por otro lado la descripción del citado material, que sólo conocemos por dibujos, no contempla caracteres microestructurales. Otros argumentos provienen de la descripción del grupo anterior de formas micromórficas de Los Santos.

* 3-3-5) *Ufimia* sp.4

*3-3-5-1) *Descripción*.-

En esta última especie incluimos dos ejemplares: SSE/13-12, que en realidad es un ejemplar incompleto (únicamente se conserva la región calicular incluida en la roca) y SSE/15-1.

SSE/15-1 (fig. 96-9 y lám. XVIII-1) es un ejemplar completo y bien conservado que en la región apical desarrolla procesos de talonaje y fijación al sustrato al igual que *Ufimia* sp. 5, aunque internamente sea diferente.

Una vez superada la región de fijación, el ejemplar desarrolla un hábito vertical de crecimiento y una forma externa cilíndrica, de modo que para una longitud considerable de 37mm no pasa de los 11mm de diámetro máximo.

Internamente se caracteriza por su disposición antipinnada, pero al contrario que el grupo principal, la estructura carece de simetría bilateral, el grosor de las estructuras es bastante bajo, con septos finos o medios sin desarrollo ropaloide, los septos menores son cortos y muy contratingentes y la diferenciación septal es escasa. Además ambos ejemplares desarrollan un hueco axial más o menos cerrado, tapizado por tejido estereoplásmico, que responde perfectamente al término de filoteca. La densidad septal es baja y el desarrollo microestructural está dominado por LMN de tipo cremallera con aperturas vermiculares incipientes (como se observa en la sección longitudinal). El estereoplasma es lamelar y fibronormal por igual, aunque la distribución de las fases es algo heterogénea y no se amolda exactamente al esquema tripartito. Hacia el cáliz, las LMN pasan a LMC y predomina el tejido fibronormal, tal y como puede observarse en la lámina calicular de SSE/13-12.

El ejemplar SSE/10-59, de pequeño tamaño y desarrollo desigual podría estar relacionado con estos dos ejemplares aunque los dos cortes en lámina delgada realizados no son claros en cuanto a su orientación y estructura.

*3-3-5-2) *Discusión*.-

Estos especímenes suponen el ejemplo más claro de grupo separado del modelo antipinnado principal de *U. bradbournensis*. De hecho no podemos presumir cual es el grupo más cercano a estos dos ejemplares, ya que incluso, tanto los de *Ufimia* sp. 5 como SSE/15'-9 incluido en *U. cerezo*, tienen relación en lo que respecta al desarrollo de procesos de fijación.

Por otro lado los septos menores a pesar de ser contratingentes no son típicos del grupo de *Ufimia bradbournense* y casi más parecen estar relacionados con los flancos septales previos

a verdaderos septos menores que caracterizan algunos de los ejemplares de *U. cerezoi* (más concretamente *U. cf. cerezoi*) como bien se observa al compararlos con los del ejemplar COU2-1. Esta relación no es del todo descabellada si recordamos que dicho ejemplar aunque pinnado, desarrolla en su fase juvenil un hueco axial irregular.

***J-3-4) DISCUSIÓN GENERAL PARA EL GÉNERO UFIMIA.-**

En este apartado final intentaremos recapitular y completar en su caso todos los argumentos y criterios utilizados para la descripción y exposición de los taxones diferenciados.

3-4-1) *Nivel específico.-

Dentro del grupo de especies de *Ufimia carbonaria*, caracterizado por basar su estructura en un desarrollo preferentemente pinnado, hemos distinguido tres grupos principales uno de ellos claramente predominante sobre los otros dos.

*3-4-1-1) *Ufimia cerezoi*, es la denominación específica propuesta para el conjunto de ejemplares de desarrollo ufimoide pinnado, abundantes principalmente en la unidad 6 de la cuenca de Los Santos. El número de ejemplares estudiado es grande y la variabilidad descrita también.

Esta especie, basada en una construcción pinnada propia del grupo de *U. carbonaria* se define por presentar en su seno distintas direcciones de variación como son el desarrollo de un hueco axial, la posibilidad de perder secundariamente la simetría pinnada, un desarrollo corrientemente asimétrico con una región cardinal deslocalizada, así como una microestructura bastante concreta (LMN predominantes y estereoplasma lamelar en diedro).

Este amplio abanico de posibilidades está perfectamente reunido en una serie de caracteres más o menos fijos que imposibilitan la subdivisión de este amplio grupo en otros de menor rango. Dentro de la definición de *Ufimia cerezoi* entran morfologías que en el pasado sirvieron por sí solas para definir especies concretas.

Así el desarrollo de un hueco axial es característica de especies como *U. tryclicum* que llega a desarrollar una filoteca o refuerzo estereoplásmico axial alrededor del hueco. Esta filoteca aparece también en algunos ejemplares de *U. cerezoi*. Otras especies con regiones axiales libres de septos en cierto modo comparables a nuestra especie son *U. clavatum* SCHINDEWOLF, 1942, y su probable sinónimo *U. makowskii* ROZKOWSKA, 1969. En cualquier caso los ejemplares estudiados tanto de una como de otra, son tan escasos que no podemos juzgar correctamente la validez de dichas especies.

El carácter referente a los flancos previos a la aparición de los verdaderos septos menores, que relaciona las formas halladas en el Couce (*Ufimia cf. cerezoi*) con algunos de los ejemplares de los Santos, no ha sido descrito en ninguna especie de este grupo, a pesar de que podría ser un carácter bastante importante. Un estudio más profundo de las formas pinnadas del Carbonífero inferior seguramente acabaría encontrando este rasgo en formas típicas del grupo aún no estudiadas en profundidad.

Es notable señalar por último, que la relación de las configuraciones microestructurales descritas en *Ufimia cerezoi*, con la microestructura de las formas incluidas en *Zaphrentites* spp. se aleja del modelo tripartito observado en este grupo. De hecho, incluso los ejemplares de *U. cerezoi* menos diferenciados tienen una microestructura diferente, en la que no se observa la capa fibrosa externa y en la que las murallas son simples en lugar de mostrar los zig-zag incipientes desarrollados en las murallas de *Zaphrentites* spp.

Si bien estos cambios no constituyen una diferencia excesivamente grande, lo que sí parece más claro, es que, al menos en lo que respecta a la configuración microestructural, el grupo más cercano a *Zaphrentites* no es *Ufimia cerezoi* sino *Sochkineophyllum? rodriguezi*. Esto podría deberse a que las formas de *Ufimia* estudiadas, prácticamente no coexisten con las de *Zaphrentites* sp. en los mismos afloramientos (el primero es corriente en la unidad 6, mientras que el segundo lo es en la unidad 4 de La Alameda).

Lo que en realidad parece suceder, es que las formas indiferenciadas de la unidad 6 (menos las del grupo B2 de *Zaphrentites*) han sido incluidas directamente en *Ufimia* ya que muestran rasgos típicos de microestructura y morfología, mientras que el conjunto indiferenciado de La Alameda, ha sido separado de los grupos derivados con los que parece tener mayor relación, *Sochkineophyllum?-Claviphyllum?*, ya que es mucho más numeroso y en su seno se observan ejemplares comparables a las formas clásicas de *Zaphrentites*.

*3-4-1-2) ~~*Ufimia* sp. 5.~~ Este grupo de especímenes han sido diferenciados del resto del conjunto de formas pinnadas por ser los únicos que presentan murallas gruesas, asociadas a un desarrollo de la sección irregular hacia el cáliz con septos finos y densidad septal baja. La ausencia de flancos en las secciones juveniles apoya la idea de que este grupo deba ser separado del resto, aunque cabe la posibilidad de que el rasgo referido a las adaptaciones al sustrato sea de entidad menor (se observa también en formas alejadas, como SE/13-12 ó SSE/15'-9). En el caso de esta variedad, sería conveniente encontrar más material para caracterizar mejor la definición propuesta.

*Dentro del grupo de especies de *U. bradbournensis*, caracterizado por una construcción antipinnada, con el lado cardinal siempre situado en el lado convexo y un cáliz claramente polarizado hemos distinguido los siguientes grupos específicos:

*3-4-1-3) ~~*Ufimia bradbournensis*.~~ Los ejemplares de este grupo entran bastante bien en la definición de la especie dada por HUDSON, 1942b, a no ser por las formas más grandes, que desarrollan unos diámetros y números septales correlativos que no han sido observados en ningún ejemplar de las colecciones estudiadas con anterioridad. A pesar de todo la densidad septal de dichos ejemplares no es diferente de la del grupo original, únicamente sucede que dichos ejemplares son de mayor diámetro para las mismas longitudes. El ejemplar CA/24-2 muestra caracteres intermedios, principalmente microestructurales, con *Ufimia cerezoi*.

*3-4-1-4) ~~Otras formas antipinnadas.~~ Con este tipo de construcción y asociadas de algún modo al grupo principal de *U. bradbournensis* aparecen varios grupos formados por escasos ejemplares que parecen corresponder a especies nuevas.

Ufimia sp. 1 es un pequeño grupo de ejemplares que aparece en la parte baja de la columna de SSE (niveles 10 al 13). Su relación con el grupo central es clara mediante el ejemplar intermedio SSE/10-29, los caracteres implican una amortiguación de la morfología típica de *U. bradbournensis* y por el contrario una mayor maduración microestructural.

Ufimia sp.2 y sp.3 son dos grupos de formas micromórficas, con desarrollo septal ropaloide cercano al de las especies del Viseense inferior, *U. tachyblastum* y *U. hudsoni*. Microestructuralmente estas formas están más cerca del grupo de *U. cerezoi*.

Ufimia sp.4 es el grupo de asignación más problemática al conjunto de especies de *Ufimia bradbournensis*, dando más bien la sensación de que está relacionada con algunos de los ejemplares de *Ufimia* cf. *cerezoi*, como COU2-1, en el que los flancos previos a los septos

menores verdaderos acaban convirtiéndose en verdaderos septos menores por si mismos y por tanto sin dejar de ser contratingentes hasta la misma base calicular. El desarrollo de un hueco axial o filoteca demuestra que esta estructura puede aparecer en formas del mismo género que son claramente diferentes.

***J-3-4-2) Nivel genérico.-**

Discutir a nivel de género equivale a discutir la entidad de ambos grupos como géneros, subgéneros o bien como simples grupos morfológicos de origen en realidad polifilético.

El género originalmente describe formas de ontogenia pinnada, que desarrollan caracteres plerofiloides (es decir la difereciación de los alares y los periantípodas respecto a los septos adyacentes) a la par que se forma una fósula cardinal con un C acortado.

Para SCHINDEWOLF (1942) esta estructura era de rango subgenérico y *Ufimia* quedaba asociada a *Plerophyllum* como subgénero del mismo. A pesar de todo subdividió todas las especies en los dos citados subgrupos (grupo de *U. isophyllum* y grupo de *U. persymetricum*), que posteriormente organizó a modo de clave, en subgrupos aún menores.

SCHINDEWOLF, trató principalmente especies viseenses frente a especies pérmicas (Pérmico medio-superior de Timor) y dividió el conjunto según criterios morfológicos prácticamente sin utilizar criterios microestructurales. De este modo los citados subgrupos mezclan especies de los dos grupos de edades, indicándonos con ello que los patrones morfológicos se repiten por homomorfismo en dos periodos de edad alejados en el tiempo.

El hecho de que un desarrollo "plerofiloide" de tipo *Ufimia* es algo que aparece en líneas filéticas claramente separadas es obvio si tenemos en cuenta otros géneros, marcadamente diferentes, que lo desarrollan, como pueden ser *Plerophyllum* o *Tachylasma*.

Las diferencias con *Tachylasma* son muy evidentes cuando disponemos de cortes juveniles, pues en los mismos se observa con claridad que la organización es "pentafileide" (ver FEDOROWSKI, 1973) en lugar de plerofiloide. Las diferencias con *Plerophyllum* son sin embargo menos evidentes, o al menos algo más confusas, ya que dependen de las características y desarrollo del septo cardinal, que en *Plerophyllum* no llega a retirarse ni a formar una fósula cardinal en sentido estricto, siendo en muchos casos tan conspicuo como otros metaseptos. Sin embargo algunas especies de *Ufimia*, como *U. formosum* SCHINDEWOLF, 1942, y otras de *Plerophyllum*, muestran un estadio intermedio en el desarrollo cardinal que convierte en confusa la separación entre ambos conceptos.

Una vez más nos enfrentamos al hecho de que las definiciones meramente morfológicas a nivel genérico no son completamente satisfactorias. Por otro lado SCHINDEWOLF, no intenta demostrar el valor relativo de unos caracteres respecto a otros, sino que sencillamente propone una división con unos criterios que en cierto modo pueden ser considerados arbitrarios.

El género *Ufimia*, aún desde el punto de vista únicamente morfológico, se ciñe en principio a formas pinnadas de desarrollo adulto plerofiloide. Muchas de las especies tratadas por SCHINDEWOLF, principalmente aquellas del grupo de *U. persymetricum*, aunque también algunas otras del grupo de *U. isophyllum*, no son en ningún caso pinnadas y cabría pensar que esos cambios morfológicos, que se expresan a lo largo de casi toda la ontogenia, definen en realidad una unidad genérica diferente.

Bajo este punto de vista el género *Rhopalolasma* HUDSON, 1936, sería la denominación genérica correcta para las formas antipinnadas del tipo *U. tachyblastum* (tipología ropaloide de cáliz abierto) o del tipo *U. bradbournensis* (tipología compacta, de cáliz tubular). Estos dos morfotipos se repiten en el Pérmico con las especies *U. kobayasii-multitabulatum* por un lado y *U. persymetricum* por el otro.

Pero vayamos por partes. Primero hemos de argumentar que efectivamente, tal y como era nuestra idea en un principio, ambos grupos de "Ufimias" corresponden a morfogéneros o al menos morfosubgéneros diferentes. Esto equivale a estudiar el verdadero valor del desarrollo antipinnado frente al desarrollo pinnado.

Así una vez más estamos ante el dilema de valorar la polarización del cáliz como un rasgo derivado de rango mayor. Ejemplos anteriores como el estudiado para la pareja de especies de Sierra de la Estrella *Cania simplex* frente a *Cania pinnatum* o la relación entre *Sochkineophyllum? rodriguezi* y *Claviphyllum? sandoi* u otros de la bibliografía como la relación entre *Amplexizaphrentis enniskilleni* y *Amplexizaphrentis indifferens* estudiada por SUTHERLAND (1958) parecen indicar que la variación pinnado-antipinnado sólo serviría para caracterizar especies, no grupos mayores.

HUDSON basa su definición genérica en los caracteres derivados de las secciones juveniles, que en el grupo de *U. bradbournense* aparecen tempranamente (diferenciación septal, septo K acortado etc), para relacionar sus formas más con *Tachylasma* que con *Ufimia*, argumentando después que el parecido con la primera es debido a un proceso homeomórfico y por tanto perteneciente a una unidad genérica diferente (*Rhopalolasma* frente a *Tachylasma*).

Según los datos de nuestras formas es cierto que las fases juveniles pueden estar tempranamente diferenciadas, sin embargo esto no es siempre así, pudiéndose definir cierto grado de variabilidad incluso en estos diámetros (por debajo de los 3mm) y lo que es más significativo, la posibilidad de encontrar secciones juveniles pinnadas tanto como radiales dentro de un grupo adulto homogéneo (ver descripciones).

En algún caso, como el del ejemplar CA/24-2, las secciones no son claramente antipinnadas hasta más allá de los 5mm y los caracteres del desarrollo posterior llegan a ser una mezcla entre *U. cerezoi* y *U. bradbournense*.

Además, como exponíamos más arriba, la estructuración antipinnada puede ser desarrollada por formas, como *Ufimia* sp.4, que parecen más relacionadas con algunos ejemplares menos diferenciados de *U. cerezoi* que con *U. bradbournense*, pareciendo más bien que el antipinnamiento se adquiere por varias líneas diferentes.

Pero ¿qué contrastación microestructural tiene nuestra indagación sobre la relación de ambos grupos, que hasta el momento ha sido puramente morfológica?. Las diferencias microestructurales entre *U. cerezoi* y *U. bradbournense* son tan acusadas como sus diferencias morfológicas. Tales diferencias pueden relacionarse con la topografía calicular.

Por un lado los ejemplares más maduros de *U. cerezoi* nunca llegan a mostrar aperturas anchas y aserradas y los estereoplasmas nunca aparecen divididos en dos capas principales como en *U. bradbournense*, sino que sus aperturas son o bien estrechas y vermiculares (ejemplares con muchas tábulas) o bien desarrollando entrecortamientos en la LMN (formas más densas).

Las tipologías antipinnadas pero sin cáliz tubular como *Ufimia* sp.2, así como los ejemplares de menor tamaño de *Ufimia bradbournense* desarrollan una microestructura más cercana a la de *U. cerezoi* ya que quizás la citada tipología tubular no está desarrollada.

El crecimiento de componente vertical predominante de las formas tubulares explicaría, como en otros grupos descritos, la aparición de LMC vermiculares e incluso aserradas (en la sección de SSE/18-3, fig. 95-5, tenemos un buen ejemplo de la independencia de ambas fases de secreción, pues se pueden observar mesoplasmas desnudos o semicubiertos, principalmente en los septos menores). Este crecimiento vertical predominante crearía superficies laterales de los septos cada vez más verticales. En tales superficies la formación de empalizadas fibronormales

quizás se viera favorecida².

Las formas intermedias entre unos grupos y otros, también lo son microestructuralmente, de modo que los rasgos microestructurales varían de forma paralela a como varía la morfología, indicándonos de este modo que existe relación entre los citados grupos desde el punto de vista microestructural.

Ahora bien la relación microestructural entre "ufimias" morfológicamente equivalentes como por ejemplo *U. bradbournense*-*U. persymmetricum* pero de edades tan diferentes como Viseense y Pérmico superior, es en principio bastante pobre. La microestructura puramente fibronormal con LMN totales o entrecortadas (stirn-zone) hasta el cáliz de la especie pérmica, frente al modelo parcialmente lamelar con desarrollo de LMC aserradas de nuestras formas, son una solución diferente a un mismo esquema de crecimiento, lo cual sí parece ser un argumento de peso para separar estas especies cuya distinción morfológica es tan confusa³.

Todos estos argumentos son de momento preliminares y discutibles debido a la escasez de datos bibliográficos sobre microestructura, que en el caso de aparecer son confusos y probablemente inexactos (leer por ejemplo la descripción microestructural de un septo ropaloide incluida por HUDSON, 1936, pg. 94, a propósito de *Rhopalolasma tachyblastum*).

Resumiendo:

- Los grupos de especies propuestos deberían quedar circunscritos a las edades en donde fueron definidas sus especies principales, esto es, el Carbonífero inferior, edad en la que también fue definido el género *Ufimia*. Esto es así ya que las relaciones morfológicas entre especies viseenses están refrendadas por relaciones microestructurales correlativas, mientras que esto no sucede entre las formas pérmicas y las viseenses.

- La validez de dichos grupos de especies, basada en pinamiento-antipinamiento, no parece tener rango ni siquiera subgenérico, aunque este punto quizás ha de ser investigado más a fondo. De ser cierta esta conclusión *Rhopalolasma* no tendría lugar como subgénero dentro de *Ufimia*. Según nos parece, la filogenia y relaciones entre las distintas formas de *Ufimia*, aún circunscrita al Carbonífero inferior, es compleja y dista aún mucho de ser comprendida.

² Esta característica podría ser utilizada como un argumento para defender que la diferencia entre regiones lamelares y fibronormales quizás radica en la orientación y modo de progresión del tejido secretor respecto a la dirección principal de avance del crecimiento (ver más adelante el capítulo de Modelo de Esqueletogénesis).

³ SCHINDEWOLF indica que la principal diferencia radica en el desarrollo de los septos menores, que dejan de ser contratingentes en el cáliz de la especie Pérmica y suelen ser algo más cortos. Esta diferencia nos parece de escasa importancia, ya que dentro de la variabilidad observada en nuestros ejemplares, e incluso dentro de un mismo ejemplar, podemos distinguir regiones (principalmente aquellas más crecenas al cáliz) en las que los menores tienden a dejar a estar más centrados en su intersepto así como de menor longitud.

Tablas de variabilidad para el plexo de Ufimia bradbournensis

Ufimia bradbournense s.s.

Variedad	Altura	Forma	Sp	Forma	Sp	Altura	Forma	Sp	Forma	Sp	Hueso	Forma	Sp	Hueso	Forma
SA 24-2a	8.8	roc	28	5.5 4.4	Sml	M.A	M.A	LMN	alto	norm	lam	no	cap irregular		
SA 24-2b	10.5	roc	28	5.5 4.4	Sml	A.S-2.3	A.A	LMN entrec	capas	norm	Rlam	no	form intermed		
LP1 7-25a	8.8		20	4.4 3.3	Sml	M.S-2	M.S-2	LMN	alto	norm	lam	no			
SA 24-2c	8.8		20	5.5 4.4	Sml	A.S-2	A.S-2.3	LMN-LMC	alto	norm	lam	no			
SA 24-2d	9.5		28	5.5 5.5	Sml	A.A	A.S-2.3	LMC-LMN	alto	norm	Rlam	no	pequeño y lam		
SA 24-2e	10.5	22	29	6.7 5.5	Sml	A.A	A.S-2.3	LMC	medio	norm	caliz	no			
SA 24-2f	2.2		13	5.2 2.2	no	Prot	Prot	LMN-LMC	alto	norm	lam	no			
SA 24-2g	3.7		18	3.3 3.3	no	Aprot	Aprot	LMN-LMC	alto	norm	lam	no			
SA 24-2h	6		22	4.4 4.4	Sml	M.S-2.3	M.S-2.3	LMN-LMC	alto	norm	lam	no			
SA 24-2i	8		27	5.5 5.5	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMN-LMC	alto	norm	Rlam	no	igual que LP1 7-5		
SA 24-2j	10	roc	29	6.7 5.5	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMN-LMC	alto	norm	lam	no			
SA 24-2k	5		20	4.4 3.3	Sml	A.S-2	A.S-2	LMN-LMC	alto	norm	lam	bajo			
SA 24-2l	8.5	roc	26	6.6 4.4	Sml	A.S-2.3	A.S-2	LMN-LMC	alto	norm	Rlam	medio	caliz incomplet		
SSE 18-55	8.5	17	32	7.7 6.6	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMN-LMC	alto	norm	lam	medio	mutad larga		
SA 24-2m	11		23	5.5 4.4	Sml	A.A	A.S-2	LMC aserrad	no	norm	fibroso	no			
SA 24-2n	9		25	5.6 4.4	Sml	A.A	A.A	LMC aserrad	no	norm	fibroso	no			
SSE 18-90	11.5		30	6.6 6.6	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMN-LMC	alto	norm	lam	medio	mutad larga		
SSE 18-51a	8.5		29	6.7 5.5	Sml	A.S-2.3	A.A	LMN	alto	norm	lam	medio			
SSE 18-51b	11.2	25	30	6.7 6.5	Sml	A.S-2.3	A.A	LMN-LMC	alto	norm	lam	caliz			
SSE 18-24	8.3		25	5.5 4.5	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMN-LMC	medio	norm	lam	no			
SA 24-3a	10.5	20	28	6.6 5.5	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMC-LMN	medio	norm	medio	no			
SA 24-3b	2.7		15	3.2 2.2	kin	Prot	Prot	LMN	alto	norm	lam	medio	notable hueco p		
SA 24-3c	6.5		22	5.5 3.3	Sml	M.S-2	M.S-2.3	LMN-LMC	alto	norm	lam	medio			
SA 24-3d	9.5		26	6.6 4.4	Sml	A.S-2	A.S-2.3	LMC	alto	norm	lam	no			
SA 24-3e	10.5	roc	26	6.6 4.4	Sml	A.S-2	A.S-2.3	LMC aserrad	medio	norm	medio	no			
SSE 18-38a	6.5		24	5.3 5.5	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMN	alto	norm	unidos	no			
SSE 18-38b	8.2		26	6.4 5.5	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMN	medio	norm	medio	no			
SSE 18-38c	11.7	20	28	6.5 5.6	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMN-LMC	bajo	norm	fibroso	no			
SSE 18-10a	4.2		19	4.3 3.3	Sml	M.A	M.S-2	LMN	alto	norm	lam	no			
SSE 18-10b	6.7		26	5.5 5.5	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMN-LMC	medio	norm	medio	no			
SSE 18-97	11.5	30	31	7.7 5.6	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMC aserrad	bajo	norm	fibroso	no			
SSE 18-97	14		30	6.7 5.6	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMC aserrad	bajo	crenul	fibroso	no			
SSE 18-3a	8.2		28	6.6 5.5	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMN-LMC	alto	norm	medio	no			
SSE 18-3b	12.3		31	7.7 6.5	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMC	medio	norm	fibroso	no			
SSE 18-3c	14.7	35	34	8.8 6.6	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMC aserrad	medio	crenul	fibroso	no	patologas		
SSE 15-3	15.5	50	32	7.7 6.6	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMC aserrad	no	crenul	fibroso	no	el mas fibroso		
LP2 8-65a	12		34	8.8 6.6	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMN-LMC	medio	norm	Rfibr	no			
LP2 8-65b	17	40	36	9.9 6.6	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMC verm	bajo	crenul	Rfibr	caliz			
LP2 10-34a	11		32	8.8 5.5	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMC verm	no	crenul	Rfibr	no	patologas		
LP2 10-34b	13	45	32	8.8 5.5	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMC aserrad	capas	crenul	Rcapas	caliz			

Ufimia sp.1

SSE 13-5 b	8.8	27	25	6.6 3.4	Sml	M.A	M.A	LMC	no	crenul	fibroso	no	septos no rop		
SSE 12-1a	1.8		12	2.2 1.1	no	Prot	Prot	LMN	medio	norm	unido	no			
SA 12-1b	5		18	4.3 2.3	kin	M.S-2	M.S-2	LMN	bajo	norm	unido	no			
SA 12-1c	7.6		22	5.5 3.3	Sml	M.S-2	M.S-2	LMN-LMC	no	norm	fibroso	no			
SA 12-1d	9.4		22	5.5 3.3	Sml	M.S-2	M.S-2	LMC aserrad	no	crenul	fibroso	no	septos no rop		
SA 12-1e	11.1	25	22	5.5 3.3	Sml	baia	baia	LMC	no	crenul	fibroso	no			
SSE 12-4a	5.6		20	4.4 3.3	kin	iso CL	no	LMN-LMC	baja	norm	unido	no			
SA 12-4b	7.8		23	5.5 3.4	Sml	baia	baia	LMC aserrad	no	crenul	fibroso	no	septos no rop		
SA 12-4c	10	23	24	5.6 3.4	Sml	M.A	M.A	LMC	no	crenul	fibroso	no			
SSE 10-29a	5.7		21	4.4 4.3	Sml	M.A	M.A	LMN	medio	norm	unido	no			
SA 10-29b	8		26	5.5 5.5	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMN-LMC	bajo	norm	Rlam	no	form intermed		
SA 10-29c	11	21	28	6.6 5.5	Sml	A.S-2.3	A.S-2.3	LMC verm	bajo	crenul	Rfibr	no			

Ufimia sp.2

SA 24-4a	4		18	3.3 3.3	cort	A. Prot	A. Prot	LMN	medio	norm	Rlam	medio			
SA 24-4b	6	15	22	4.4 4.4	med	A.S-2	A.S-2	LMN	medio	norm	Rlam	alto			
LP2 8-24a	5.5		20	4.4 3.3	no	baia	baia	LMN	medio	norm	lam	bajo			
SA 8-24b	8	23	24	5.5 4.4	no	M.S-2.3	M.A	LMN	medio	norm	R lam	medio			
LP2 9-12	6.5	22	22	5.5 3.3	no	M.S-2	M.S-2	LMN	medio	norm	R lam	alto			
LP2 9-6a	4		16	3.3 2.2	no	AProt	AProt	LMN	alto	norm	R lam	no			
SA 8-24c	5.5		20	4.4 3.3	no	A.S-2	A.S-2	LMN-LMC	alto	norm	R lam	bajo			
SA 8-24d	7		20	4.4 3.3	cort	A.S-2	A.S-2	LMC	medio	norm	R lam	medio			
SA 8-24e	7.5	18	22	5.5 3.3	med	caliz	caliz	LMC	norm	norm	lam	medio			

Ufimia sp. 3

SSE 18-14a	3.6		16	3.3 2.2		AProt	AProt	LMN	alto	norm	Rlam	bajo			
SA 18-14b	7.6		24	5.5 4.4		A.S-2	A.S-2.3	LMN*	alto	norm	Rlam	medio			
SA 18-14c	9.5	20	26	6.6 4.4	0.33	A.S-2	A.S-2.3	LMN	alto	ondul	Rlam	alto			
SSE 18-61a	3		15	3.3 1.2		radial	convex	LMN	alto	norm	Rlam	bajo			
SA 18-61b	4.5		20	4.4 3.3		antipun	convex	LMN	alto	norm	Rlam	medio			
SA 18-61c	6.8		22	5.5 3.3		antipun	convex	LMN	alto	ondul	Rlam	alto			
SA 18-61d	7.5	15	25	6.6 4.3	0.33	antipun	convex	LMN	alto	ondul	Rlam	alto			

Capítulo VI-K

Formas cercanas al grupo

de *Amplexizaphrentis*-*Barytichisma*

***K-1) Introducción general-**

En los diferentes niveles de Las Pilitas es característico un grupo de formas grandes y de estructuras muy densas, cuya asignación ha sido complicada desde un principio (en RODRÍGUEZ & FALCES, 1992, fue clasificado como gen. et sp. indet. e incluido dentro de los policoélidos).

Con posterioridad encontramos algunos ejemplares más en el afloramiento Mogotes cuatro, también de la unidad 6 de Los Santos, en la Sierra de la Estrella y un par de ejemplares algo diferentes en la parte más alta de Las Pilitas 2 (nivel LP2/10'). Estos dos ejemplares así como una revisión de las formas más primitivas de *Barytichisma* y sus relaciones con formas de *Amplexizaphrentis* en el Carbonífero inferior de la Columbia Británica (ver SUTHERLAND, 1958) parecen dar un buen marco de referencia para la ubicación de las formas de este grupo.

***Amplexizaphrentis* VAUGHAN, 1906**

- *Especie tipo*: *Zaphrentis curvulena* THOMSON, 1881, p. 223, Lam. 4, fig. 4, Carbonífero inferior, Escocia (lectotipo elegido por HILL, 1938-1941, p.142).
- *Diagnosis*: "Solitario, moderadamente grande, trocoide curvado y con el lado cardinal en la zona cóncava; cáliz profundo con una gran fósula expandida hacia el eje y comunmente extendiéndose hasta el centro; los finales axiales de los septos mayores pueden unirse alrededor de la fósula pero en estados maduros llegan a ser amplexoides y se retiran, aunque siempre primero en los sectores cardinales; fósulas alares poco marcadas en estados maduros; septo cardinal largo en estadios juveniles pero acortado más tarde; el septo antípoda puede quedar ligeramente acortado; tábulas en la región amplexoide son domos normalmente completos, planos o incluso cóncavos axialmente, descendiendo abruptamente hacia la periferia en las regiones fosulares." (traducido de HILL, 1981, pg. F314).
- *Comentario*: Utilizamos el género *Amplexizaphrentis* sólo en relación con el llamado grupo de especies de *Z. enniskelleni* EDWARDS & HAIME, 1851, pg. 334. Hacemos esta aclaración, porque para algunos autores, *Amplexizaphrentis* abarca muchas tipologías de Hapsiphyllidos diferentes; entre ellas el género *Zaphrentites*, basado en el grupo de *Z. delanuoai*, o parte del género *Rotiphyllum*, basado en el grupo de *Z. omaliusi*, ambos imprescindibles y claramente diferenciados en nuestra taxonomía.

***K-2-1) *Amplexizaphrentis?* *hispanica* sp. nov.**

- *Sinonimia*: Se incluyen en la especie nueva los ejemplares clasificados como Polycoeliidae, gen. et sp. indet. en RODRÍGUEZ & FALCES (1992, pg. 183, lam. 15, fig. 3-4).
- *Derivatio nomini*: la elección del nombre específico radica en que es una morfología no descrita hasta el momento, excepto en nuestro territorio.

- *Holotipo*: ejemplar LP2/8-101. Todos los demás ejemplares de LP son considerados como paratipos.
- *Diagnosis*: "Corales solitarios sin diseptos de tamaño grande y densidad septal moderada (una media 35 septos mayores por 20 mm de diámetro, con una fórmula septal de 9-9/5-6), curvos y con forma externa trocoide. Disposición fascicular irregular durante toda la ontogenia, que hacia el cáliz puede marcar notables diferencias en la longitud de los metaseptos. Fósula cardinal profunda y de lados paralelos, en la que el septo cardinal se apoya en uno de los lados de la misma, dando la falsa apariencia de haberse reducido tempranamente. Dicha fósula ocupa siempre la región cóncava de la curvatura. El septo antípoda es conspicuo, no así los alares cuya longitud es variable. La especie muestra un gran grosor de las estructuras y casi no se desarrollan tábulas. La muralla es una epiteca independiente de grosor medio a alto y con microestructura lamelar en zig-zag ondulado y organización de tercer orden en "caja de huevos". La microestructura del aparato septal está basada en LMN totales hasta el cáliz, de trazado más o menos sinuoso y estereoplasma lamelar con gran desarrollo de diedros simples y compuestos".
- *Comentario*: el grupo de corales Carboníferos más cercano, es, en nuestra opinión, el formado por las especies *Amplexizaphrentis cassa*, *A. pilata*, *A. sp. A* y *A. sp. B*, todas ellas descritas y definidas por SUTHERLAND, 1958. *A. ? hispanica* se relaciona con el citado grupo, a través de su relación directa con la otra especie que describimos en este epígrafe, *A. ? aff. zaphrentiformis* WHITE, 1876. Dichas especies están intimamente relacionadas con el género del Pensilvaniense basal, *Barytichisma* MOORE & JEFFORDS, 1945.

***K-2-1-1) *Material*.**

Los ejemplares de esta especie provienen en su mayoría de los afloramientos de Las Pilitas. Fuera de aquí, hemos encontrado un ejemplar en los niveles del tramo 4 de la columna de Ribera de Robledillo, otro en Mogotes 4 y dos más en la columna de la Sierra de La Estrella.

El estudio de los 18 ejemplares incluidos, está basado en 59 secciones en lámina delgada convencional, 4 de ellas longitudinales, y 9 LU, 4 de ellas longitudinales también. La microestructura de esta especie facilita su estudio, dado el gran tamaño de los microelementos lamelares, de modo que todas las láminas delgadas suministran información microestructural fácil de observar y que completan perfectamente los datos de las 9 LU realizadas.

Los ejemplares que estudiaremos son quizás los CRSSD más compactos de toda la colección. El desarrollo de una fósula muy profunda en ejemplares de tal densidad, facilita la fracturación diagenética, principalmente por el plano C-K. Al ser expuestos por la erosión en el afloramiento, quedan separados en fragmentos incompletos. Esto sucede en el 35 % de los casos y ello ha impedido que el estudio ontogénico comparativo de los distintos ejemplares sea tan completo como en el caso de otros taxones.

Los 18 ejemplares incluidos son (en negrita los ejemplares con LU):

Cuenca de Los Santos: en la ribera de Robledillo, unidad 4: **RR/35-2**; en Las Pilitas, nivel 6: **LP1/7-11**, LP1/7-13, LP2/8-22, LP2/8-101, LP1/7-41, LP2/10-31, LP2/9-41, LP2/8-66, LP1/7-12, **LP2/8-97**, LP2/8-93, LP2/10-37, LP2/9-36 y LP2/9'-2; en Mogotes 4, unidad 6, **MO4-a**.

Cuenca de Guadiato: en la Sierra de La Estrella, nivel 15: SSE/15-26; nivel 18, **SSE/18-**

***K-2-1-2) Forma externa** (fig. 100-8).-

Corales grandes, ceratoide-trocoides y curvos. El cáliz es profundo y oblicuo hacia la zona cardinal situada en el lado cóncavo.

La variabilidad en cuanto al ángulo de apertura y el desarrollo en longitud es notable. Los extremos, entre los que existe una escala de variación bastante continua para la escasez de ejemplares, son:

a) Ejemplares cerrados y largos, casi ceratoides, como MO4-a, LP2/9'-2 o SSE/18-116 (este último con 50mm de longitud, por 18 de diámetro máximo).

b) Ejemplares más abiertos, casi turbinados, como LP2/8-101 (35mm de longitud, por 25 de diámetro máximo).

Estos dos extremos muestran cierto grado de correlación con la variación en los caracteres microestructurales, como veremos al exponer dichas observaciones.

La muralla externa es lisa, de grosor moderado a alto, sobre todo en cortes juveniles. No se han observado procesos de fijación al sustrato ni rejuvenecimientos reseñables, excepto una estructura de necrosamiento en la muralla externa de la región calicular del ejemplar LP/10-31 (lám. XXX-1c).

***K-2-1-3) Morfología interna** (figs. 98 y 99 y lám. XXX).-

El desarrollo del aparato septal está relacionado directamente con la disposición fascicular que se observa desde los primeros cortes obtenidos (4 mm, por 21 SM en SSE/18-116, fig. 99-3a). Al igual que sucedía en *Convexiphyllum pilitense* sp. nov., esta disposición evoluciona con una complicación progresiva que va remarcando las desigualdades septales creadas en la formación de los primeros grupos de septos.

Si no fuera por dicha evolución fascicular o palmada, la disposición sería típicamente pinnada, con los septos reunidos alrededor de la fósula cardinal, que es este caso es de lados paralelos y con forma de ranura.

En la disposición fascicular sin embargo el septo antípoda siempre es conspicuo (a veces con un gran desarrollo como LP2/10-31, fig. 98-1), mientras que los septos alares rara vez son predominantes¹.

En su lugar, algún septo o septos en cada cuadrante, realizan la función de director del fascículo o fascículos desarrollados. Este septo "director" puede ser diferente en cada cuadrante y también puede variar en la ontogenia de un mismo ejemplar, así como del cuadrante derecho al izquierdo.

Esta variabilidad se refleja en un desarrollo asimétrico, que hace girar la zona axial y crea espacios que facilitan aún más el desarrollo desigual de las longitudes septales, principalmente en lo que se refiere al septo antípoda.

La causa de dicha asimetría puede deberse al desarrollo de la fósula cardinal. Como podemos observar en cortes juveniles de distintos ejemplares (ver LP2/8-101, fig. 98-3), la formación de la cavidad fosular tiene lugar tempranamente, por debajo, al menos, de los 4mm. Esta apertura está en principio, completamente rellena de tejido lamelar y el septo cardinal parece estar aparentemente reducido en la misma.

En realidad lo que sucede es que el citado cardinal queda apoyado sobre uno de los dos lados, y la apertura de la fósula evoluciona enteramente en el lado adyacente (ver lám. XXX-2b).

¹Cuando dicha disposición da como resultado la reducción regular de los septos C, KL1 y CL1 y el desarrollo ropaloide de K, KL2-KL3 y CL2-CL-3 hacia la base del cáliz, el desarrollo se denomina "claviphyloide" por ser característico del género *Claviphyllum* HUDSON, 1942. Sin embargo, *Claviphyllum*, desarrolla su lado cardinal en la región convexa, mientras que *A. ? hispanica*, presenta su fósula en el lado cóncavo.

Este desarrollo descompensado, puede ser el causante de la desigualdad del aparato septal y en cierto modo consolidar el desarrollo de una distribución fasciculada, como demuestra el hecho de que la asimetría producida en la región axial siempre se correlaciona con la inclinación del cardinal, generalmente hacia el lado derecho (únicamente en LP1/7-11, fig. 98-5) esta inclinación se verifica hacia el lado izquierdo).

Otro argumento que apoya nuestra explicación consiste en la observación de la variabilidad en el desarrollo de esta asimetría:

-Esta no siempre tiene la misma intensidad (comparar los ejemplares extremos LP2/8-101, fig. 98-3, y LP2/10-31, fig. 98-1) y dicha intensidad no siempre aumenta hacia el cáliz (en el ejemplar SSE/18-116, fig. 99-3, disminuye hacia el cáliz).

-Además los casos de los ejemplares LP2/10'-1 y 2 (ver *Amplexizaphrentis?* aff. *zaphrentiformis*), similares a *A.? hispanica* pero con una fósula simétrica (el cardinal perfectamente situado en su centro), no desarrollan apenas diferenciación en las longitudes septales.

La densidad septal es media hasta los 12-14 mm de diámetro, en los que los ejemplares suelen alcanzar los 30 SM. A partir de este momento la inserción septal decelera y aunque el ejemplar puede alcanzar más de 20 mm de diámetro el número septal no sobrepasa los 38 SM (SSE/18-116, fig. 99-3).

Una excepción la constituye LP2/9'-2, fig. 99-2, ejemplar con un gran desarrollo de la tendencia subrecta y que alcanza un mayor tamaño (con 26mm de diámetro máximo y 43 septos mayores). Este ejemplar, del que conservamos sólo la porción calicular, representa un caso extremo en muchos aspectos como son: septos menores algo más desarrollados, capas fibrosas externas del estereoplasma más desarrolladas, mayor tamaño y número de septos, fósula cardinal ausente, etc...

Estas diferencias son notables y hacen que el ejemplar sea incluido en el grupo con interrogación. Para dilucidar si sus caracteres son propios de la variabilidad o más bien representan una especie diferente (aunque cercana a *A.? hispanica*) sería necesario tener algún ejemplar más, así como secciones juveniles de los mismos.

Las fórmulas septales observadas implican un aceleración de los cuadrantes antípodas (una fórmula típica sería 9-9/5-5). Esta aceleración es típica de las formas de desarrollo pinnado y suele conllevar la formación de fósulas alares conspicuas. En este caso las fósulas alares no son relevantes quizás debido al gran desarrollo de los fascículos de septos.

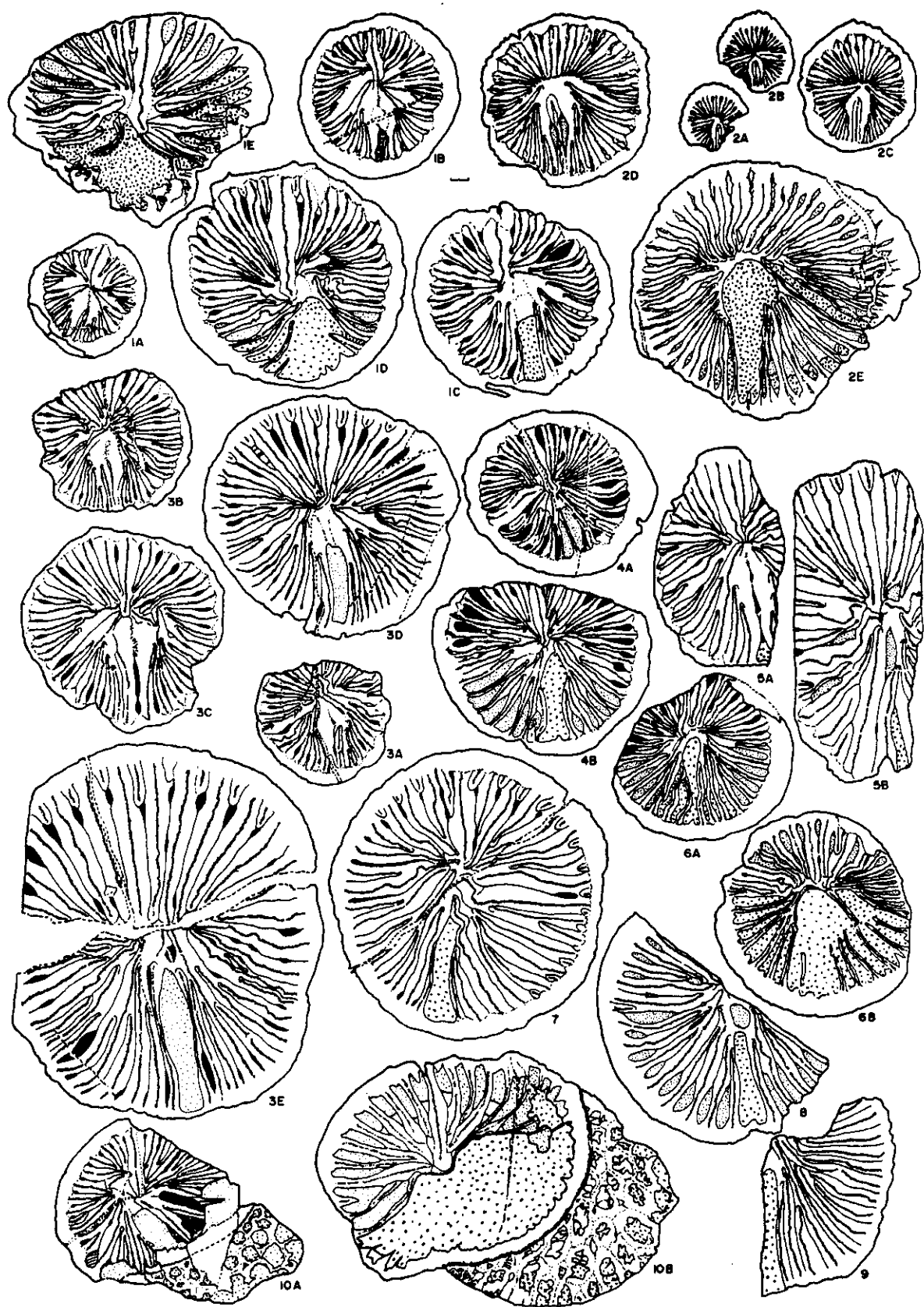
***K-2-1-4) Microestructura y variabilidad.-**

***2-1-4-1) Introducción.-**

Esencialmente la microestructura septal está dominada por LMN totales hasta el cáliz y estereoplasmas lamelares en diedro simple y complejo (zig-zag), que también caracterizan a la muralla.

Figura 98.- Morfología interna para el grupo de *Amplexizaphrentis? hispanica*.-

- | | |
|--|--|
| 1a-e.- LP2/10-31. Secciones seriadas. | 3a-d.- LP2/8-101 (holotipo). Secciones seriadas. |
| 4a-b.- LP1/7-41. Secciones transversales. | 5a-b.- LP1/7-11. Secciones transversales. |
| 6a-b.- LP2/8-93. Secciones transversales. | 7.- LP2/8-66. Sección transversal. |
| 8.- LP2/8-97. Sección transversal. | 9.- LP2/8-22. Sección transversal. |
| 10a-b.- SSE/15-26. Secciones transversales. | |
| * <i>Amplexizaphrentis</i> aff. <i>zaphrentiformis</i>: | |
| 2a-e.- LP2/10'-1. Secciones seriadas. | |



La elevada desidad de las estructuras que se observa desde los primeros cortes se caracteriza por una organización microestructural heterogénea, con trazos tortuosos de las LMN y cambios de dirección en los diedros estereoplásmicos, que comienzan a generar diedros complejos.

En dichos septos hay regiones que, frente a la tortuosidad de los fragmentos más irregulares, se mantienen bastante rectas, creando un notable contraste. Dichas regiones rectas suelen corresponder a las zonas axiales de los septos más largos, aquellos que suelen llegar hasta el eje. Los diedros en las mismas son más regulares.

Las características y aspecto general de la evolución irregular de la disposición fascicular en esta especie, sugieren un tipo de crecimiento "apretado" en las regiones más densas. Con este término queremos significar que el ritmo de rellenado estereoplásmico es esencialmente irregular y acompasado, de modo que las regiones que logran crecer más rápido, van condicionando la secreción de las regiones adyacentes, que pueden llegar a quedar parcialmente atrofiadas o bien alcanzar un mayor desarrollo en número de septos y longitud (ver por ejemplo, los cuadrantes antípodas izquierdo y derecho respectivamente de la sección 2ª de SSE/18-116).

Este apretamiento es variable, existiendo dos extremos, conectados por una serie continua de formas intermedias (por ejemplo LP2/8-97, fig. 98-8 o LP2/10-31, fig. 98-1):

**2-1-4-2) Tipo A (lám. XXXI-2 a 6, fig. 100-1 a 5).-*

El desarrollo apretado continúa hasta los cortes adultos (por ejemplo en LP2/8-101, lám. XXX-2b). Esta tipología corresponde a la forma externa del primer tipo (a), es decir ejemplares trocoides abiertos y cortos.

La evolución microestructural es compleja en detalle, aunque está dominado por diedros lamelares de gran extensión, que pueden complicarse, existiendo diedros normales e inversos en un mismo corte, así como repeticiones en zig-zag en aquellas zonas más irregulares (lám. XXXI-2 y 3).

En estos ejemplares más apretados, que son los más abiertos y cortos, aparecen las fósulas más profundas, una total ausencia de tábulas y un desarrollo escaso o nulo de los septos menores.

En detalle, los microelementos en las zonas de los diedros más desarrolladas, son lamelas escasamente recurvadas y largas en una de sus direcciones cortas de vibración (nunca el eje c), característica similar a la de las "grundulae", definidas por LAFUSTE, 1979 en el género *Cladochonus*. A pesar de todo en nuestro caso la diferencia en la longitud de las dos dimensiones no es tan marcada: las láminas ultrafinas longitudinales tangenciales relizadas sobre LP1/7-11 muestran que estos elementos son rectangulares siendo la dimensión larga una cuatro veces más desarrollada que la corta (en las verdaderas grundulae la relación es de 1 a 10). Además la sección perpendicular no muestra secciones microlamelares similares a las de las grundulae sino más irregulares.

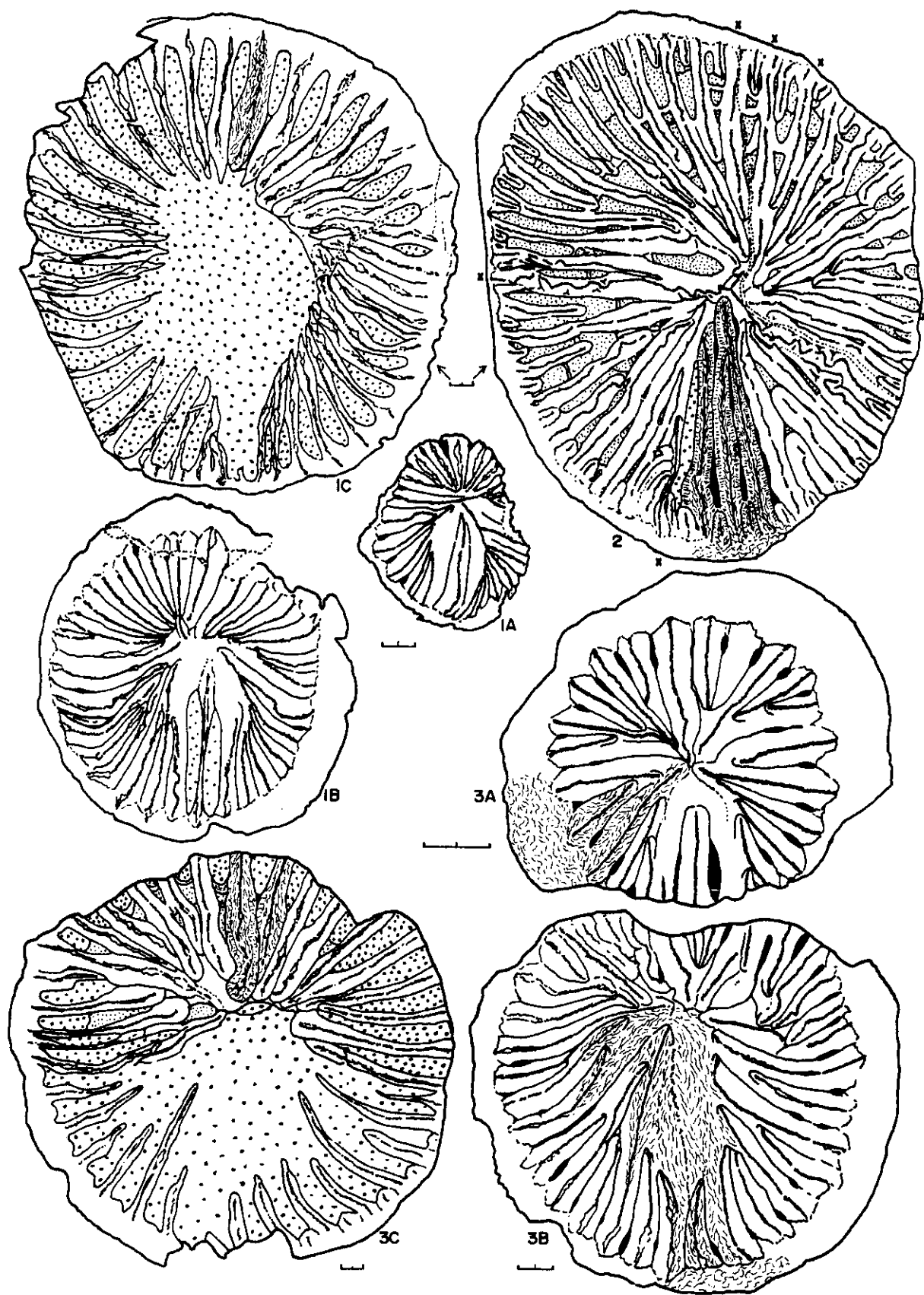
Figura 99.- Morfología interna para el grupo de *Amplexizaphrentis? hispanica*.-

1a-c.- LP2/10'-2 (ejemplar de la segunda especie, *Amplexizaphrentis* aff. *zaphrentiformis*).

2.- LP2/9'-2 (forma anómala del plexo principal, en donde no se observa el desarrollo fosular típico).

3a-c.- SSE/18-116.

La escala de todos los ejemplares es la misma: 1 mm.



Estos microelementos tan largos sólo han sido observados en algún otro ejemplar, como el espécimen amplexoide LAI-90, que hemos relacionado con la especie *Maimonella lamellatum* sp. nov. Este carácter relacionaría también LAI-90 con *A. ? hispanica* (ver fig. 13-A y B).

Sin embargo, en la consideración sobre la trascendencia de dichos elementos, creemos que es importante anotar que existen, principalmente en *A. ? hispanica*, tamaños intermedios y pasos graduales entre un tipo de lamelas y otro, y que su desarrollo más bien parece relacionado con la existencia de regiones más amplias en las que la homogeneidad en las condiciones de secreción facilitaría la aparición de pseudo-grundulae.

***2-1-4-3) Tipo B (fig. 99-2 y lám. XXXI-1 y 9).-**

Por contra, la evolución microestructural en los ejemplares menos compactos hacia el cáliz, conlleva la aparición de bandas fibroides dispuestas como líneas de crecimiento.

Dichos ejemplares son más rectos y largos (forma externa b). El desarrollo "apretado" tiende a amortiguarse hacia el cáliz, mientras la estructura se abre levemente en el eje, verificándose un adelgazamiento progresivo en las estructuras e incluso el desarrollo de tábulas.

La aparición de bandas fibroides, provocan un cambio en el tejido lamelar que en interferencia con las mismas, desarrolla elementos de menor tamaño y algo más recurvados (no llega a observarse un desarrollo tridente típico).

A pesar de las bandas fibroides, la región interna del estereoplasma sigue estando dominada por los diedros lamelares, que no llegan a desaparecer en ningún momento.

En los ejemplares más transformados en este sentido (ver LP2/10-37, LP2/9'-2 o SSE/18-116), se observa en el cáliz un aspecto microestructural intermedio, diferente al lamelar típico de ejemplares grandes y muy abiertos como LP2/8-101.

Frente a la variabilidad en la evolución microestructural del aparato septal de unos ejemplares y otros, la evolución de la muralla externa hacia el caliz es bastante regular en todo el conjunto.

Esta muralla está claramente separada del aparato septal en los cortes apicales y alcanza un grosor máximo respecto al diámetro de la sección. A esta altura del coral la muralla tiene estructura lamelar, formada por lamelas onduladas que marcan zig-zags.

La estructuración de dicha muralla en corte tangencial (ver ejemplar LP1/7-11, fig. 99-3) es bastante pobre. Sin embargo las ondulaciones hacia el cáliz de los elementos lamelares, van ordenándose progresivamente, creando en los cortes más distales llamativas estructuras en "caja de huevos" como las que podemos observar en LP1/7-11 (fig. 99-4) o en el corte de LP2/8-97 (fig. 99-6).

Cada celda de la "caja" está formada por un vórtice de elementos lamelares largos y ondulados de contorno rectangular irregular. Las ondulaciones correspondientes a la caja de huevos, aparecen en la zona calicular de la mayoría de los ejemplares, resultando ser una región de gran homogeneidad, que caracteriza bien a la especie (lám. XXXI-7 a 11).

La relación entre la muralla y las bases septales, que es totalmente suturada en cortes apicales (lám. XXX-6), puede variar considerablemente hacia el cáliz, aunque esta variación no es regular sino más bien de carácter esporádico. Así en algunos momentos de la ontogenia, las bases septales pueden ser continuas con el tejido mural (creando una septoteca incipiente). En dichas regiones desaparecen las LMN y los septos quedan abiertos y continuos.

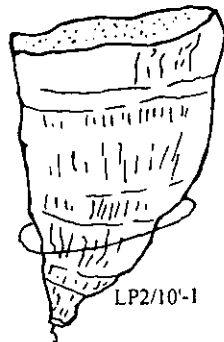
Figura 100.- Morfología externa y microestructura para el grupo de *Amplexizaphrentis? hispanica*.-

1 a 4.- Detalles microestructurales de LP1/7-11 (ver leyenda de la lámina XXX).

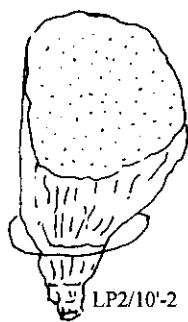
5.- RR/35-2: Crenulación en caja de huevos, vista en corte transversal.

6.- LP2/8-97, sección tangencial a la muralla externa mostrando la estructuración en caja de huevos.

7.- Formas externas, obsérvese la tendencia mostrada a formar mitades. (Los dos ejemplares de la parte superior corresponden al segundo grupo, *Amplexizaphrentis* aff. *zaphrentiformis*).



LP2/10'-1

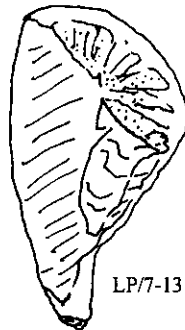


LP2/10'-2

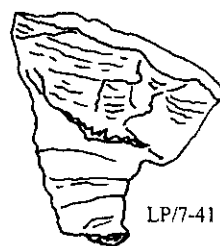
Amplexizaphrentis aff. zaphrentiformis



LP1/7-11



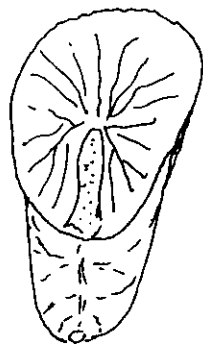
LP7-13



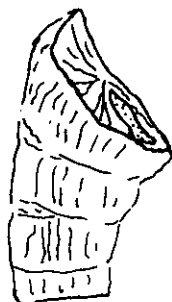
LP7-41



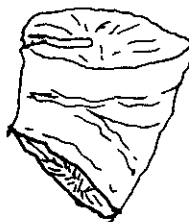
LP1/7-12



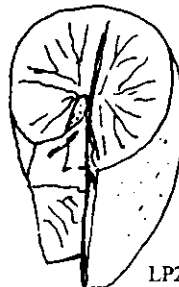
LP2/8-101



LP2/8-97



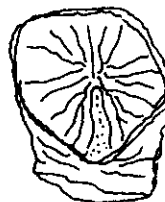
LP2/8-93



LP2/8-66



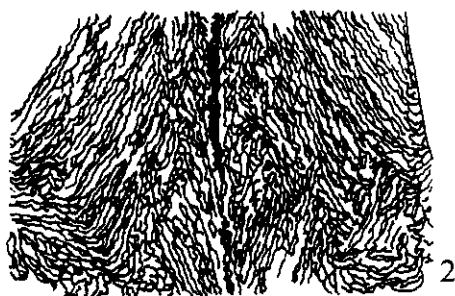
LP2/10-31



LP2/9-41



SSE/18-116



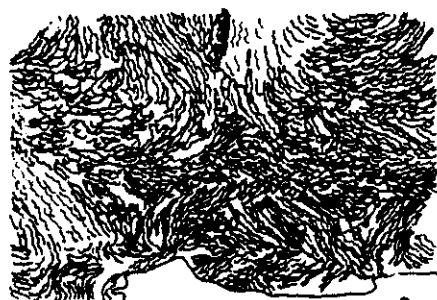
100 μm



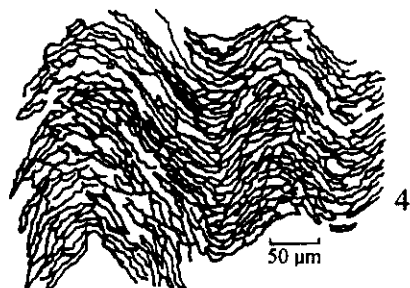
0.5 mm



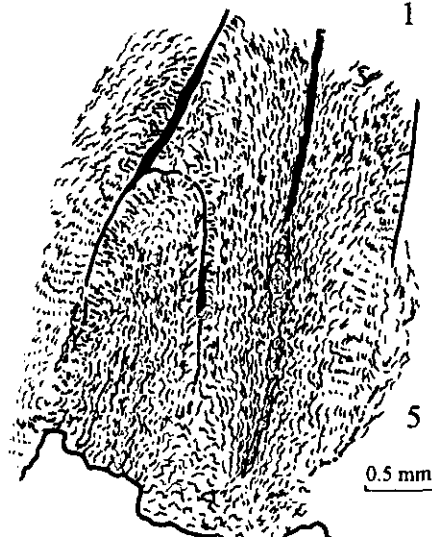
100 μm



100 μm



50 μm



0.5 mm

Esta disposición puede volver a desaparecer en el mismo ejemplar (por ejemplo en SSE/18-116) y por tanto es considerada como una variación regida por la relación entre las tasas relativas de desarrollo de regiones en principio separadas como son los septos y la muralla externa. Así, cuando el crecimiento septal se igualara espacialmente al crecimiento mural, desaparecerían los contactos suturados, y la estructuración ondulosa de la muralla penetraría e influiría en la cresta septal adyacente.

*2-1-5) *Discusión.*-

Los 18 ejemplares incluidos en la especie están caracterizados por dos grandes grupos de rasgos, por un lado la microestructura lamelar en diedro y zig-zag onduloso, tanto en los septos como en la muralla, y por otro lado el desarrollo fascicular irregular y asimétrico hacia el cáliz, con una fósula cardinal profunda situada en el lado cóncavo de la curvatura.

El desarrollo irregular de la disposición fascicular provoca longitudes septales desiguales, con la preponderancia del septo K. Esto provocó que en el pasado incluyéramos la especie en la familia Polycoeliidae (RODRÍGUEZ & FALCES, 1992). El escaso desarrollo de los septos alares, la ausencia de una fase juvenil con un septo cardinal conspicuo (fase calophylloide) y el hecho de que la diferenciación septal es irregular, proveniente de una disposición fasciculada, indican que la especie no está realmente relacionada con la citada familia y se corresponde más bien con un hapsifilido que, debido a su desarrollo fasciculado puede desarrollar longitudes septales diferentes.

Géneros de estas edades que desarrollen longitudes septales diferentes a partir de una disposición fascicular en estados juveniles, son *Longiclava* EASTON, 1962, *Claviphyllum* HUDSON, 1942a o *Convexiphyllum* género definido por primera vez en esta Tesis Doctoral.

-*Longiclava* es un género de corales de pequeño tamaño, caracterizados por poseer una fósula cardinal en el lado cóncavo y desarrollo fascicular en su aparato septal, que conlleva diferenciación en las longitudes de los metaseptos, entre los que sobresale el antípoda. Este género del Missisipiense superior de Montana, ha sido escasamente utilizado y su figuración es realmente pobre y aunque HILL (1981, pg. 316) lo incluye como válido, SANDO & BAMBER (1985) en su trabajo sobre la zonación de corales del Misisipiense, ni siquiera llegan a citarlo, quizás asumiéndolo como un integrante más del género *Amplexizaphrentis*.

Aunque la descripción de los caracteres morfológicos principales de *Longiclava* podría considerarse similar a la de *A. ? hispanica*, las figuras disponibles hacen pensar más bien en una forma cercana a *Claviphyllum* con la fósula en el lado cóncavo en lugar de en el convexo, o bien con algún tipo de *Lophophyllidium*².

-*Claviphyllum* es un género de corales de tamaño pequeño, que partiendo de estadios típicos del grupo de *Rotiphyllum omaliusi* evoluciona hacia el cáliz en el sentido de una diferenciación en las longitudes septales, con fósula en el lado convexo y septos alares acortados. La microestructura del material tipo de *Claviphyllum* es desconocida por el momento. Por otro lado, el desarrollo de la disposición fascicular tiene claramente un resultado más complejo e irregular en *A. ? hispanica*, en comparación con la regularidad y sencillez que definen a *Claviphyllum* (ver HUDSON, 1943a).

² El género *Neozaphrentis* GROVE, 1935, es muy parecido en su diagnóstico a *Longiclava*, en el sentido de ser claramente cercano a *Lophophyllidium*. La validez del género es puesta en duda por Hill (1981, pg. 316).

-En cuanto a *Convexiphyllum*, la única convergencia se reduce al desarrollo fascicular, por lo demás *Convexiphyllum* tiene una microestructura claramente diferente (estereoplasmas de tendencia principalmente fibrosa) y la fósula cardinal se sitúa en el lado convexo, así como el desarrollo del cáliz claramente diferente en ambos grupos.

Por otro lado, la tipología microestructural, tanto en los septos como en la muralla, relacionan la especie con el grupo de *Amplexizaphrentis enniskelleni-Barytichisma*. Este grupo de formas presentan una microestructura lamelar en zig-zag, con epitecas gruesas (este carácter separa como género diferente *Barytichisma* del resto de especies relacionadas) y LMN preponderantes hacia el cáliz.

Esta relación se verifica claramente a través de la relación directa entre los ejemplares descritos, y los que describiremos a continuación como *Amplexizaphrentis? aff. zaphrentiformis*. Tales ejemplares podrían ser clasificados tanto como *Amplexizaphrentis* o como *Barytichisma*, como veremos en su discusión.

Las formas con un desarrollo amplexoide más marcado muestran una evolución microestructural hacia el cáliz, en el que los septos en zig-zag y diedro, son sustituidos, por septos más fibrosos. Este detalle es puesto de relieve por SUTHERLAND (1965, descripción de *Barytichisma crassum*) aunque también puede deducirse de las fotografías presentadas por WEYER en su redesccripción de *Barytichisma zaphrentiforme* WITHE, 1876 (ver WEYER, 1965, lám. 2, fig. 2b).

En nuestra opinión la relación entre *Amplexizaphrentis enniskelleni*, con microestructura en diedro simple (abierto hacia el eje y hacia el cáliz) y el grupo de *A. pilata-Barytichisma* con diedros compuestos, es bastante clara, ya que puede explicarse teniendo en cuenta el grosor de las estructuras.

Cuando los grosores son mayores, como en el grupo de *A. pilata*, los diedros se complican, dando paso a zig-zag más o menos desarrollados³.

Las diferencias morfológicas son quizás menores, ya que se refieren al desarrollo amplexoide que también se observa en *Amplexizaphrentis* (como su mismo nombre indica).

Por otro lado, la separación del grupo de *A. pilata* y *A. cassa* del género *Barytichisma* se basa únicamente en el grosor de la epiteca (el desarrollo de la morfología es similar). Sin embargo la característica principal que diferencia ambas especies es precisamente que *A. pilata* tiene una epiteca mucho más gruesa. De hecho, el mismo SUTHERLAND (1958, pg.57) relacionó la especie con *Barytichisma* y en nuestra opinión no parece haber criterios claros, a excepción de la diferencia de edad (Missisipiense medio para *A. pilata*, Morroviense para *Barytichisma*) para separarlos.

En nuestra opinión, más importante que el grosor mayor o menor de la muralla externa (diferencia que no parece haber sido utilizada con coherencia), sería delimitar los rasgos microestructurales de dichas murallas. Así podríamos cotejar si las epitecas predominantemente gruesas de *Amplexizaphrentis-Barytichisma* (en realidad no siempre tienen que ser tan gruesas, ver por ejemplo *Barytichisma zaphrentiformis*, en WEYER 1965) tienen la misma microestructura que las dos especies aquí presentadas, como así podría ser, observando las figuras de los trabajos ya publicados.

De este modo parece claro que la relación entre *A. enniskelleni* y el género *Barytichisma*

Dichos zig-zags rara vez son tan angulares como expone SUTHERLAND (1958, pgs.49-50 y lam. XI, fig. 1d). Además los elementos que los forman son lamelas, como ya explicó SEMENOFF TIAN-CHANSKY (1974b, pg. 138) iguales que las de los septos que el autor denominaba "fether like" y que equivalen a un diedro lamelar simple. Esto relaciona directamente ambos grupos de microestructuras.

es gradual, como ya expuso WEYER (1965). La única diferencia general que podría separar ambos grupos sería el grosor general de las estructuras en estadios preamplexoides. Los grosores delgados con diedros simples, definirían a *Amplexizaphrentis*, los grosores mayores por contra, definirían a *Barytichisma*.

Tal y como estamos exponiendo las cosas, *Amplexizaphrentis* se reduce a las especies similares a *A. enniskelleni* (otras serían *A. palmatus* o *A. curvulena*). Los autores Americanos tienden a relacionar además esta especie con formas pinnadas de menor tamaño, como son las típicas del género *Zaphrentis*. Ambos grupos sólo tienen en común su disposición pinnada y la localización cóncava de la fósula cardinal.

En nuestra opinión la disposición pinnada puede ser considerada en sí como un rasgo primitivo. Por tanto reunir bajo esta organización a distintas especies parece inadecuado.

Pensamos, siguiendo en realidad la opinión de autores precedentes, que *Amplexizaphrentis* es la forma ancestral de *Barytichisma*, al igual que *Zaphrentis omaliusi* lo es del género *Rotiphyllum*. Al igual que *Z. omaliusi* es incluida en el género *Rotiphyllum* (ver WEYER, 1994), *Amplexizaphrentis* y *Barytichisma* quizás podrían ser incluidos en el mismo género.

Si como algún autor ha puesto de manifiesto con anterioridad (ver DE GROOT, 1963, pg. 39) *Amplexizaphrentis* es un género cuya definición original se refería más bien a una variante de *Caninia*, entonces quizás el nombre genérico debería ser abandonado y todo el grupo entraría dentro de *Barytichisma*.

Sin embargo las reglas de nomenclatura zoológica según WEYER (1965, pg. 450) admiten como válido un nombre que aunque mal definido en origen, sea posteriormente reutilizado y redefinido correctamente, como es el caso de *Amplexizaphrentis*.

Admitiendo como válido *Amplexizaphrentis*, *Barytichisma* debería ser puesto en sinonimia con el primero. Una solución intermedia que reconoce la diferencia en grosor de las estructuras entre ambos grupos sería conservar *Barytichisma* pero como subgénero de *Amplexizaphrentis*.

Aunque caracterizar microestructuralmente este grupo y darle a tal caracterización una importancia genérica nos parece aconsejable (para hacer una propuesta formal habría que revisar desde el punto de vista microestructural las especies implicadas), *A. ? hispanica* sigue siendo diferente en cuanto al desarrollo morfológico y es por ello que hemos incluido la denominación genérica con una interrogación.

En ninguno de los cortes conocidos del grupo de *A. pilata-Barytichisma* se ha descrito una disposición fascicular con diferenciación en las longitudes de los septos. Dicha disposición es siempre pinnada.

La relación de *A. ? hispanica* con *A. aff. zaphrentiformis*, la otra forma reconocida en nuestra colección, nos parece como ya hemos indicado y como veremos en su exposición, bastante evidente. Sin duda *A. aff. zaphrentiformis* pertenece al grupo de *Amplexizaphrentis-Barytichisma*.

La inclusión por tanto de *A. ? hispanica* en *Amplexizaphrentis*, pasa por el valor que le demos al desarrollo fascicular descrito. Si se encontraran especies similares en otras regiones, el desarrollo fascicular podría tener un rango quizás subgenérico similar a unos hipotéticos *Amplexizaphrentis* (*Amplexizaphrentis*) o *Amplexizaphrentis* (*Barytichisma*). De momento esta propuesta debe esperar a un mejor conocimiento y a una mayor cantidad de datos sobre formas similares.

El único género que con una microestructura parecida tiene una disposición, al menos en

los cortes apicales, de carácter fascicular, es *Adradosia* BIRENHEIDE & SOTO, 1977, tal y como fue descrito por PLUQUELLEC (1980).

Este género es exclusivamente Devónico y como diferencias más importantes con el grupo de *Amplexizaphrentis pilata*, están el desarrollo apitecal de los ápices, la ausencia de desarrollo amplexoide, el escaso grosor de la epiteca cuando ésta aparece y el desarrollo hacia el cáliz de un mesoplama claramente diferenciado, formado por filas de rombos fibrosos alargados. Estos caracteres también alejan nuestra especie del género Devónico. Además el desarrollo fascicular en *Adradosia* está bastante restringido y es muy diferente al aquí descrito.

***K-2-2) *Amplexizaphrentis* aff. *zaphrentiformis* WHITE, 1876**

- *Comentario.*- En la parte superior del nivel 10 de Las Pilitas II, allí donde la facies se hace claramente más pizarrosa, aparecieron dos únicos ejemplares de características similares, ambos de cáliz muy profundo. El aspecto de la fósula y los caracteres microestructurales del estereoplasma, relacionan estos ejemplares con *A. ? hispanica*. Sin embargo, por otro lado, su disposición pinnada y regular, sin desarrollo fascicular y sin diferenciación en las longitudes septales, relaciona ambos ejemplares con los géneros *Amplexizaphrentis*/*Barytichisma*. Respecto a *Amplexizaphrentis* se diferencia por su desarrollo microestructural más propio de *Barytichisma* (incluyendo en el mismo, al grupo de *Amplexizaphrentis cassa*, SUTHERLAND, 1958). Respecto a *Barytichisma*, se diferencia únicamente, por no desarrollar, para tamaños similares, una fase amplexoide en el estadio ephébio. La especie más parecida, tanto en sus variables numéricas como en su desarrollo morfológico, es *Barytichisma zaphrentiformis*, tal y como fue reestudiada por WEYER (1965), de la cual se diferencia por no desarrollar la citada fase amplexoide en el estadio adulto.

***2-2-1) *Material.*-**

Dos ejemplares de tamaño grande, LP2/10'-1 y 2. Los especímenes están parcialmente dolomitizados y silicificados, atravesados por numerosas y pequeñas fracturas teñidas de negro por la misma matriz sedimentaria que rodea a los ejemplares.

***2-2-2) *Forma externa* (fig. 100-8).-**

Los especímenes son trocoides abiertos, curvos y con el cáliz muy profundo, hasta más de 1/2 de la longitud total. La muralla externa está fuertemente ondulada.

No se observan procesos de fijación al sustrato ni rejuvenecimientos apreciables.

***2-2-3) *Morfología interna* (fig. 98-2, fig. 99-1 y lám. XXX-3 y 8).-**

Dado que, desde un principio, la disposición septal es fuertemente pinnada, la formación de la fósula cardinal es temprana, claramente remarcada desde la 1ª sección observada, con 4mm de diámetro.

Dicha fósula es amplia y se extiende hasta el eje. Su apertura, con el consiguiente relleno sedimentario, comienza a los 8-9mm de diámetro en 10'-1 y 11-12mm en 10'-2 (dichos diámetros se alcanzan cerca del ápice, como es propio de una forma abierta). La retirada del septo cardinal se verifica algo después, aunque el momento de la misma, al igual que el comienzo de la apertura fosular, es diferente en ambos ejemplares; así en LP/10'-1 el cardinal se ha reducido a los 10 mm (28-30 SM), mientras que en 10'-2 no se reduce hasta al menos los 13-14mm (33-35 SM).

Ya en la zona alta del cáliz, con una fósula completamente abierta, la densidad septal observada es mayor que en *A. ? hispanica*. Con 21mm, se observan 40 SM, según la fórmula 9-10/8-7.

La fósula, que en un comienzo presenta fuertes refuerzos estereoplásmicos lamelares, se va abriendo y adelgazando hacia el cáliz por la zona axial, manteniéndose estrecha y más densa en su base (forma de arco). El borde axial de la fósula parece controlar la longitud de los septos en los cuadrantes antípodas, ya que, como puede observarse en las figuras (fig. 98-2, 99-1) los bordes axiales de los mismos, parcialmente fundidos, se doblan para acomodarse a la forma de dicho borde, de modo que no llegan a producirse longitudes diferentes.

Debido quizás a la posición perfectamente simétrica que ocupa el septo cardinal en la mitad de la fósula (en lugar de quedar apoyado en un lateral), no se aprecian asimetrías notables en el desarrollo de los cuadrantes.

Sin embargo en los cortes juveniles observamos que existen amagos de una diferenciación fascicular similar a la observada en *A. ? hispanica* (ver el 2º corte de 10'-1, fig. 98-2b ó el 4º de 10'-2, fig. 99-1b). Dichos amagos de diferenciación no siguen un patrón y se amortiguan hacia el cáliz, en donde una vez ya individualizados todos los SM, las longitudes septales son completamente homogéneas.

Las fósulas alares son conspicuas en los cortes juveniles, pero la aceleración en la inserción septal de los cuadrantes antípodas, provoca que hacia el cáliz lleguen prácticamente a desaparecer.

El desarrollo de tábulas es prácticamente nulo, así como la aparición de los septos menores, que sólo se llegan a observar como simples crestas septales, en la parte más alta del borde calicular. La muralla, como es normal en todas las formas del grupo de *Barytichisma*, es gruesa, aunque este grosor se atenúa ligeramente hacia el cáliz (lo que sucede en realidad es que el grosor no aumenta con la ontogenia, pareciendo que se reduce con el aumento en diámetro del ejemplar).

***2-2-4) Microestructura. -**

Microestructuralmente, la organización es similar a *A. ? hispanica* tanto en la muralla externa como en el aparato septal, aunque el desarrollo de irregularidades es claramente menor que en dicha especie y por tanto los diedros lamelares son más homogéneos.

Tampoco se llega a observar en la parte alta del cáliz la segunda tendencia microestructural (ejemplar SSE/18-116), a saber, la aparición de capas fibronormales alternadas con los diedros y la disminución del desarrollo de éstos. Por el contrario los diedros están presentes hasta el cáliz abierto.

Recordemos que la segunda tipología microestructural, se desarrolla en *A. ? hispanica* en aquellos ejemplares que son más rectos y cerrados. 10'-1 y 2 son formas abiertas y su microestructura es más cercana a las formas abiertas del grupo anterior (por ejemplo LP2/8-101), como cabría esperar si consideramos que ambas formas están bastante relacionadas.

Aún así existe una diferencia microestructural con *A. ? hispanica*, que consiste en la apertura incipiente hacia el cáliz de las LMN en las bases septales (este efecto se hace extensivo a toda la LMN, sólo en el septo cardinal). Dichas LMC son entrecortadas y dibujan dominios claros alargados y finos de contorno escasamente aserrado (lám. XXX-3d).

*2-2-5) *Discusión.*-

La relación con *Barytichisma zaphrentiformis* es bastante evidente si comparamos nuestros ejemplares con los figurados por WEYER (1965). La semejanza es también numérica, tanto en diámetro (20mm) como en número de septos (40) y repartición septal de los cuadrantes (10-10/7-7).

La gran diferencia respecto a la especie original es la ausencia de desarrollo amplexoide.

Esta diferencia puede deberse a la forma externa de nuestros ejemplares, que es más abierta y corta y con un cáliz mucho más profundo (más de la mitad de la longitud). Dicho desarrollo es claramente menos erecto y largo que el de la especie americana.

Microestructuralmente los rasgos de las secciones altas de los ejemplares descritos por WEYER (1965, lam. 2, fig. 2b), son más cercanos a la microestructura del segundo tipo descrita para *A. ? hispanica*, con una mayor participación de bandas fibroides intercaladas en el estereoplasma lamelar.

Esta diferencia también puede deberse al desarrollo amplexoide de *Barytichisma zaphrentiformis*, ausente en los ejemplares de LP2/10'. La aparición de fases fibrosas (también observada por SUTHERLAND, 1965, en *Barytichisma crassum*) puede corresponderse con una dirección de crecimiento más verticalizada, como parece ser el caso en un hábito amplexoide o en el desarrollo descrito para el segundo tipo de *A. ? hispanica*.

La apertura incipiente de las LMN también puede observarse en los ejemplares figurados por WEYER (*oppos cit.*).

La relación con *A. ? hispanica* ya ha sido comentada durante la descripción. Dicha relación tiene la ventaja de verificarse entre ejemplares estratigráficamente muy cercanos. La diferencia entre ambos grupos coincide con una marcada diferencia en la facies en la que fueron hallados.

Dicha diferencia parece significativa ya que esta facies no aparece en el interior de ningún otro coral recogido en los demás niveles de LP y por que dicha facies parece corresponder a la misma en la que se desarrollaron los ejemplares de LP2/10'.

El apalastamiento de los cálices de 10'-1 y 2 es prácticamente nulo. Este dato es sorprendente si tenemos en cuenta la gran profundidad de los mismos y parece indicar que los cálices de los ejemplares fueron rellenados en posición de vida y no fueron posteriormente volcados, o bien a que la cementación de su matriz fue muy temprana. Esto concuerda con la total ausencia de fenómenos bioestratigráficos de alteración tales como perforaciones o erosiones de la muralla externa y el cáliz (es realmente atípico que no se observe ni una sola microperforación). En cualquier caso parece adecuado considerar que los ejemplares son acumulados y vivían en el lugar en el que fueron enterrados.

Las consecuencias de la relación entre ambos grupos, indica que *A. ? hispanica* pertenece al grupo de *Amplexizaphrentis-Barytichisma* al igual que *A. aff. zaphrentiformis*. La principal conclusión respecto a lo dicho está en la valoración de la importancia de la diferenciación de las longitudes septales como un rasgo de rango como mucho subgenérico. Esta conclusión puede no ser válida para otros grupos o familias cuya definición está basada en la tipología de la diferenciación en las longitudes de los metaseptos, pero al menos parece obligarnos a considerar la posibilidad de revisar dichos grupos taxonómicos. .

Otras especies aparentemente similares podrían ser *Zaphrentis carruthersi* y *Z. precarruthersi*, HUDSON, 1941.

Tales especies son de desarrollo parecido aunque con una densidad septal claramente menor y tamaño también ligeramente menor.

Ambas sin embargo podrían estar también relacionadas con las especies de *Zaphrentites* descritas en el Carbonífero superior de la Cordillera Cantábrica. *Zaphrentites parallelloides* y *Zaphrentites clithria* ambas definidas por DE GROOT (1963), son también especies que desarrollan fuertes engrosamientos. Sin embargo la microestructura tal y como ha sido descrita por RODRÍGUEZ & KULLMANN (1990, pg. 35, fig 3a) es radicalmente diferente al grupo de *Barytichisma*, básicamente fibronormal.

La descripción de la microestructura de las especies de HUDSON citadas arriba, es escasa y confusa, aunque parece más cercana a las especies de la Cantábrica (ver HUDSON 1941, pg. 301).

Z. carruthersi-precarruthersi son por tanto especies morfológicamente similares a *Barytichisma* aunque con un menor desarrollo amplexoide. Microestructuralmente sin embargo la ausencia de datos impide que podamos tomar una decisión entre la filiación de las mismas, si junto al grupo de *Amplexizaphrentis-Barytichisma* o si junto al grupo de *Zaphrentites clithria*, de microestructura tan diferente.

Capítulo VI-L

Género *Pentaphyllum* y formas asociadas.-

L-1) *Introducción general.-

Bajo este epígrafe analizaremos formas basadas en un esquema tachylasmoide de desarrollo septal (ver FEDOROWSKI, 1973), con la particularidad de presentar un septo cardinal prominente hasta la misma base del cáliz (rasgo diagnóstico del género *Pentaphyllum* DE KONINCK, 1872). Además, dichas formas, que son en general muy gruesas, responden microestructuralmente a un modelo puramente fibronormal.

Este grupo, presente en nuestros principales afloramientos, no había sido aún estudiado ni publicado con anterioridad, con la única excepción de la descripción superficial presentada por RINKLEFF, 1994. Los pocos ejemplares encontrados por este autor en la unidad 6 de Los Santos, no llegan a ser siquiera identificados taxonómicamente, aunque son incluidos en un grupo morfológico (A), junto con ejemplares de esta misma tipología, de edad más reciente (aproximadamente Estefaniense), provenientes de la Cordillera Cantábrica.

El principal problema que plantea este grupo, es su relación con las formas típicas del género, principalmente descritas en el Tournaisiense-Viseense inferior de las Islas Británicas y Centro Europa. Nuestros ejemplares y quizás también las formas del Carbonífero superior de la Cordillera Cantábrica encontradas por RINKLEFF, corresponden a formas grandes y abiertas (desde pateladas a incluso cilíndricas) en las que los estadios adultos muestran un septo K algo menos reducido de lo habitual.

En este asunto no nos ayudarán los datos previos microestructurales, ya que son especialmente escasos y confusos. Sólo podemos encontrar referencias a este respecto, en trabajos generales como el de WANG, 1950, pg 208, que indica que la microestructura del género es completamente lamelar, o por contra el de KATO, 1963, pg 599, fig 93 y 112, que figura dos especies inglesas, *Pentaphyllum hibernicum* CARRUTHERS, 1919 y *Pentaphyllum enorme* HUDSON, 1936 (material que por otro lado debió ser el mismo que WANG estudió), ambas interpretadas como fibronormales.

***L-2) Familia PENTAPHYLLIDAE SCHINDEWOLF, 1942**

***Pentaphyllum* DE KONINCK, 1872, pg. 58**

-Diagnosis: (traducido de HILL, 1981, pg. F330) "Solitario y pequeño; cinco septos (cardinal, periantípodas y alares) casi alcanzando el eje y afinándose en el mismo sentido; septo antípoda rudimentario a corto; metaseptos atrofiados; septos menores rudimentarios excepto los Km, los cuales pueden ser cortos; pocas tábulas; estadios tempranos pentaphylloides (cinco protoseptos largos, antípoda rudimentario; disposición subradial, nunca pinnada; metaseptos rudimentarios a cortos) Carbonífero inferior de Europa Occidental, Pérmico superior".

-Comentario: las características elegidas para la diagnosis del género, que acabamos de exponer, se refirieren a las formas estudiadas, principalmente provenientes como decíamos, del Viseense inferior de Gran Bretaña y Centro Europa (trabajos de CARRUTHERS, 1919, y HUDSON, 1936, WEYER, 1975 y FEDOROWSKI, 1973). Sin embargo, los caracteres de la especie que definiremos, implicarían al menos una revisión de la citada diagnosis o bien

la posibilidad alternativa de definir dos subgéneros, uno referido a las formas típicas y otro que englobara formas similares a las nuestras. A parte de las citadas formas existe un grupo de especies, probablemente homeomorfo, descrito en varias localidades del Pérmico medio y superior (ver SCHINDEWOLF, 1942, ILJINA, 1965 y EZAKI, 1989, 1993) cuya principal diferencia consiste en un mayor desarrollo de los septos menores y la muralla. Formas con un plan de inserción pentaphylloide han sido también descritas a lo largo de todo el Devónico dentro del género *Oligophyllum* POCTA, 1902.

* L-2-1) *Pentaphyllum expansum* sp. nov.

-*Derivatio nomini*: por la forma "expandida" que caracteriza el estado efébio de los ejemplares.

-*Holotipo*: SSE/18-18. El resto de los ejemplares de SSE/18, son escogidos como paratipos.

-*Diagnosis*: "Corales de tamaño medio a grande (hasta 20mm de diámetro), cuya forma externa puede variar desde patelada hasta cilíndrica, que presentan una fase juvenil de forma vermicular, con septos que se unen en el eje y posteriormente una fase adulta expandida y radial, con una zona axial más o menos libre de septos. El patrón pentaphylloide es evidente en las fases juveniles de desarrollo, pero el desarrollo irregular de algunos ápices (por adaptaciones al sustrato) o la radialidad posterior, pueden enmascarar parcialmente esta organización, en la que el septo K, alcanza un desarrollo mayor de lo normal. En las formas cilíndricas existen crecimientos amplexoides. Densidad septal muy baja (no más de 23SM) pero con septos muy gruesos. Sin septos menores. Muralla muy fina. La microestructura es fibronormal, con LMN totales hasta el cáliz."

-*Comentario*: Dentro del grupo existen dos morfotipos principales, uno con mayor desarrollo vertical, principalmente desarrollado en Los Santos y otro patelado o en forma de copa, típico del nivel 18 en SSE. Esta dualidad, que será discutida más adelante, implica un problema a la hora de elegir el holotipo. Hemos decidido utilizar el grupo mejor estudiado y homogéneo, que es el de SSE/18, aunque es probable que posteriores estudios sobre material más numeroso, conlleven la distinción de al menos dos variedades diferentes. Los ejemplares más irregulares, incompletos o aplastados, en los que la organización pentaphylloide no ha podido ser reconocida con claridad, son incluidos en el grupo gracias a otros caracteres, entre los que destacan la tipología microestructural fibronormal.

*2-1-1) *Material*.-

Los aproximadamente 40 ejemplares incluidos provienen de los tres principales afloramientos (Los Santos, en las unidades cuatro y seis, El Couce y por supuesto en la Sierra de la Estrella, en todos los niveles). Sus siglas son:

*En los Santos (18 ejemplares): unidad 3-4, Sierra Cabrera: SC/3-2; La Alameda: LAI-31, LAI-97 (fragmento, sin lámina delgada); unidad 6, Las Pilitas: LP1/7-47, LP1/8-5, LP2/8-4, LP2/8-83, LP2/10-39, LP2/8-100, LP2/8-98, LP2/8-73 (sin lámina), LP1/8-? (sin lámina) y LP2/8-85 (fragmento y sin lámina); Mogotes 4: MO4-p1, MO4-p2, MO4-p3, MO4-p4 (los tres últimos sin lámina); Salamanca: SAL-1. Además los ejemplares LP2/9-14 y LAII/4-8 son formas

similares, aunque de inclusión dudosa en el grupo.

*En Guadiato (20 ejemplares): El Couce: COU2-16; Sierra de la Estrella, nivel 10: SSE/10-33 (este ejemplar es incluido con dudas), 60, 64; SSE/13-6; SSE/15-5; SSE/18-5, 15, 18, 26, 35, 36, 37, 89, 91, 93, 121 (el último sin lámina); SSE/24-12, 13 y 14.

Entre los ejemplares listados, existe un elevado porcentaje de casos en los que las regiones adultas son inobservables ya sea por fragmentación o por aplastamiento. Además la zona apical vermicular suele ser muy corta y estar alterada, con lo que la obtención de buenos cortes es algo más complicado de lo normal.

Todo ello provoca que haya cierto número de ejemplares cuyo estudio no pueda ser definitivo y que el análisis global de la variabilidad y de la verdadera naturaleza de las morfologías observadas sea de menos alcance del conseguido para otros taxones.

*2-1-2) *Forma externa* (fig. 102).-

Uno de los caracteres diagnósticos de la especie afecta directamente al desarrollo de la forma externa, aunque ello no quiere decir que el resultado final sea siempre el mismo.

El carácter al que nos referimos es el de la existencia de una fase ontogénica temprana, que podríamos llamar tubular o vermicular, que bruscamente se abre para dar paso a un pronunciado ensanchamiento de todo el lumen (ver zona inferior de la fig. 102). Esta expansión a partir de una fase vermicular, que suele ser además corta, puede ser tan marcada como en el ejemplar SAL-1, que en principio parecía ser simplemente un fragmento cilíndrico de un coral incompleto.

Se intentó pulir la región inferior para obtener la sección de menor diámetro posible. El resultado fue una sección oblicua de la región apical, que realmente sí estaba conservada en uno de los laterales del cilindro, aunque con un desarrollo vertical tan insignificante, que no pudimos obtener una sección juvenil satisfactoria (ver la sección oblicua de SAL-1, fig. 102-1).

Así podemos interpretar que en la mayoría de los casos la expansión post-apical, conlleva la formación de un cáliz patellado pero a la vez marcadamente oblicuo (recuerda a veces un guante de beisbol, ver SSE/18-93, fig. 102), en el que la región adelgazada de la zona cóncava de la curvatura, corresponde siempre con el lado antípoda del aparato septal.

La diferencia en la morfología externa entre los ejemplares de mayor tamaño de Los Santos y aquellos mejor desarrollados de SSE consiste en realidad en la diferencia de desarrollo que sufren los ejemplares a partir del desarrollo post-apical.

En Los Santos existen varios ejemplares (ver SAL-1, SC/3-2, MO4-p1, 2 y 3, LP1/8-?, LP2/8-100, 98 y 73 y SSE/10-64) en los que después de la expansión oblicua del cáliz juvenil, se verifica un crecimiento vertical importante, que en los casos en los que no se ha llegado a producir aplastamiento diagenético, puede observarse un desarrollo amplexoide que más adelante describiremos.

En SSE abundan los cálices patellados (ver SSE/13-6, 18-5, 15, 18, 35, 93, 121 u otros como LP2/10-39 o LP2/8-4) sin que lleguen a prosperar formas cilíndricas, existiendo como mucho, algún ejemplar de apariencia trocoide. Es en estos ejemplares en los que se observa con mayor nitidez las dos fases referidas de la morfología externa y cual es el aspecto de los cálices aún sin aplastar.

A pesar de todo no todas las formas se corresponden con estas dos tipologías. Como decíamos no es raro observar ejemplares de desarrollo más trocoide, con un menor ensanchamiento o simplemente con un desarrollo menos marcado (ver LP2/8-83, LP1/7-47 o incluso SSE/10-33). Es en estos ejemplares en los que mejor se ha podido estudiar la ontogenia de la región juvenil (ver LP2/8-83, fig. 101-14).

Además de las variaciones referidas hasta el momento, es muy importante señalar la relativa asiduidad de crecimientos irregulares, asimétricos o deformados, propios principalmente de las mismas regiones apicales, como respuesta a adaptaciones al sustrato. Existen ejemplares, como SSE/15-5, fig. 101-6 o SSE/18-36, fig. 101-5, en los que la irregularidad del contorno hace casi imposible restaurar la morfología pentaphylloide, a pesar de que en la forma externa se observe la región inicial vermicular, envuelta casi a la misma altura por las fases de crecimiento sucesivo.

Respecto a las citadas deformaciones y adaptaciones al sustrato es notable indicar la absoluta ausencia de formas de este grupo en el nivel donde más taxones desarrollan este tipo de desarrollo, en concreto el nivel Oolítico de SSE/14'. Dada la plasticidad que parece observarse en los ejemplares de *Pentaphyllum*, se esperaría que ejemplares de este grupo pudieran adaptarse a este tipo de facies. Su ausencia puede deberse o bien a una cuestión de muestreo o a algún otro factor ambiental que de momento no podemos deducir y que pudiera inhibir su desarrollo en este medio aparentemente favorable.

La muralla externa existe en general, aunque debido a su escaso grosor, puede ser fácilmente erosionada (SC/3-2, lám. XXXII-14a). Dicha muralla externa es lisa. Algunas anomalías en la estructura de las murallas externas fibronormales será descrita en el apartado de microestructura.

*2-1-3) *Morfología interna.*-

Datos de diámetro, fórmula septal y número de septos según afloramientos y principales variedades morfológicas:

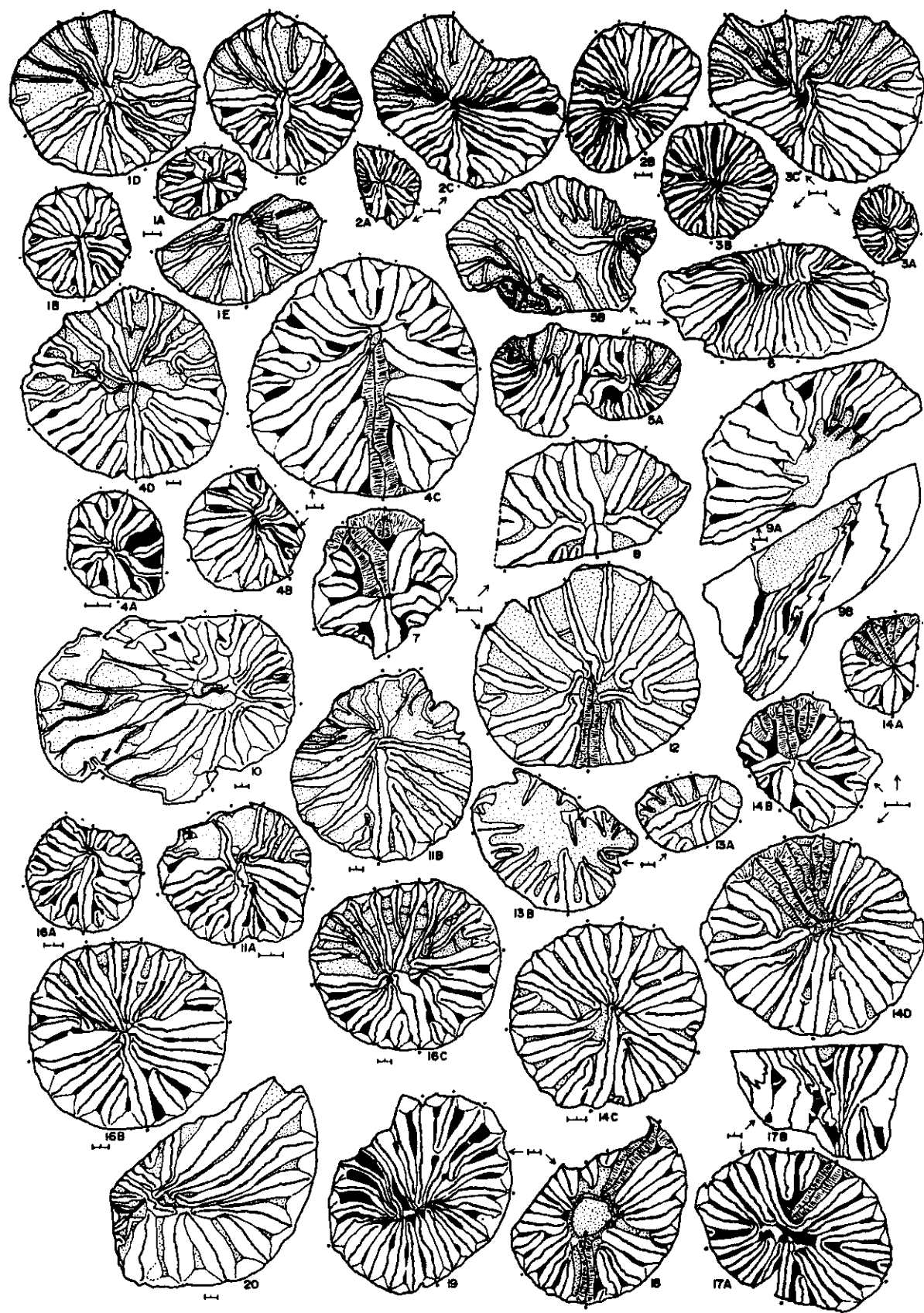
*2-1-3-1) *Tablas de datos* -

A-1) *Los Santos, formas de tendencia cilíndrica:*

- SC/3-2: 9mm, 3-4/4-3 (20); 13,5mm, 3-4/4-4 (21); 20mm, 4-4/4-4 (22).
- LP2/8-100: 15mm, 5-4/3-3 (21); 19mm, 5-4/3-3 (21).
- LP2/8-98: 14mm, 5-4/2-2? (19); 20mm, 5-6/3-2? (22). Semitrocoide.
- MO4-p1: 5mm, 2-2/2-2? (14); 9,5mm, 4-3/3-3 (19); 12,5mm, 4-4/3-3 (20); 17mm, 4-4/3-3.
- SAL-1: 13?mm (sec. oblicua), 6-3/4-5 (24). Llega hasta los 19mm.
- MO4-p2: 18mm, 20SM.
- LP2/8-73: 14mm, 20SM.
- LP1/8-?: 8mm, 15SM?; 14mm, 18SM; 12mm, 19SM; 9mm, 17SM (inversión en el D.).
- LP1/8-5: fragmento de un ejemplar similar a LAI-35.
- LAI-35: (irregular) 6mm, 3-2/2-3 (16); 8mm, 3-4/3-3 (19); 11mm, 4-4/4-4 (22).

Figura 101.- Morfología interna para el grupo de *Pentaphyllum expansum*.-

1a-e.- SSE/18-37. Secciones seriadas. 2a-c.- SSE/18-15. Secciones seriadas. 3a-c.- SSE/18-5. Secciones seriadas. 4a-d.- SSE/18-18 (holotipo). Secciones seriadas. 5a-b.- SSE/18-36. Secciones transversales. 6.- SSE/15-5. Sección transversal. 7.-SSE/24-13. Sección transversal. SSE/24-12. Sección transversal. 9a-b.- SSE/18-89. Secciones transversales. 10.- SSE/10-64. Sección transversal. 11a-b.- SSE/18-35. Secciones transversales. 12.- SSE/10-60. Sección transversal. 13a-b.- SSE/13-6. Secciones transversales. 14a-d.- LP2/8-83. Secciones seriadas. 16a-c.- LP1/7-47. Secciones seriadas. 17a-b.- LP2/8-100. Secciones transversales. 18.- LP2/8-98. Sección transversal. 19.- LP2/8-4. Sección transversal. 20.- LP2/10-39. Sección transversal.
La escala de todos los ejemplares es la misma: 1 mm.



A-2) Los Santos, formas pateladas:

- LP2/10-39: 17mm, 18SM.
- LP2/8-4: 14,5mm, 5-4/3-4 (22) sección apical irregular.
- MO4-p3: 21mm, 22SM.
- LP2/8-95 y LAI-97: fragmentos de dos ejemplares similares a LP2/10-39.

A-3) Los Santos, formas trocoides y/o juveniles:

- LP1/7-47: 6mm, 3-3/3-3 (18); 12mm, 4-4/3-3 (20); 14mm, 4-4/4-4 (22). Comienza a abrirse.
- LP2/8-83: 4mm, 0-2/0-1 (9); 5mm, 1-3/1-2 (13); 5,8mm, 2-3/1-2 (14); 6,5mm, 3-3/2-2 (16); 9mm, 3-3/3-3 (18); 10,5mm, 4-4/3-3 (20). Parece faltar el cáliz.
- MO4-p4: 10mm, 4-3/3-4 (20). Cáliz.

B-1) Guadiato, formas pateladas:

- SSE/15-5: 18,5x11mm, 23 SM. Patellado plano de sección irregular.
- SSE/18-5: 4,2mm, 3-3/2-2 (16); 7,5mm, 4-4/3-3 (20); 14,2mm, 5-5/4-4 (24). Semitrocoide.
- SSE/18-15: 4,5mm, 3-3/2-2 (16); 9mm, 4-4/3-3 (20); 11,5mm, 5-4/3-3 (21); 16mm, 6-5/4-4 (25). Semitrocoide muy oblicuo.
- SSE/18-18: 4mm, 1-2/1-1 (11); 7,5mm, 3-3/2-2 (16); 14mm, 4-4/3-3 (20); 16,5mm 4-4/3-3. Patellado y oblicuo.
- SSE/18-26 (Aplastado): 17mm, ? SM. Patellado y oblicuo.
- SSE/18-35: 6mm, 3-2/3-3 (17); 15mm, ?-?/4-4 (?). Patellado oblicuo, micro. anómala.
- SSE/18-36: 17x10mm, 26?SM. Patellado plano de sección irregular.
- SSE/18-89(Mitad longitudinal): 19mm, 4-?/3-? (20?). Patellado oblicuo.
- SSE/18-85 (Aplastado): 20mm, 4-3/3-4? (20). Patellado oblicuo.
- SSE/18-91 (Aplastado): 16mm, 22SM?. Patellado oblicuo.
- SSE/18-93 (Fragmento): 20mm, ?SM. ¿Forma?
- SSE/18-121: Sin cortar, en el cáliz 18mm, 22SM. Patellado, oblicuo.

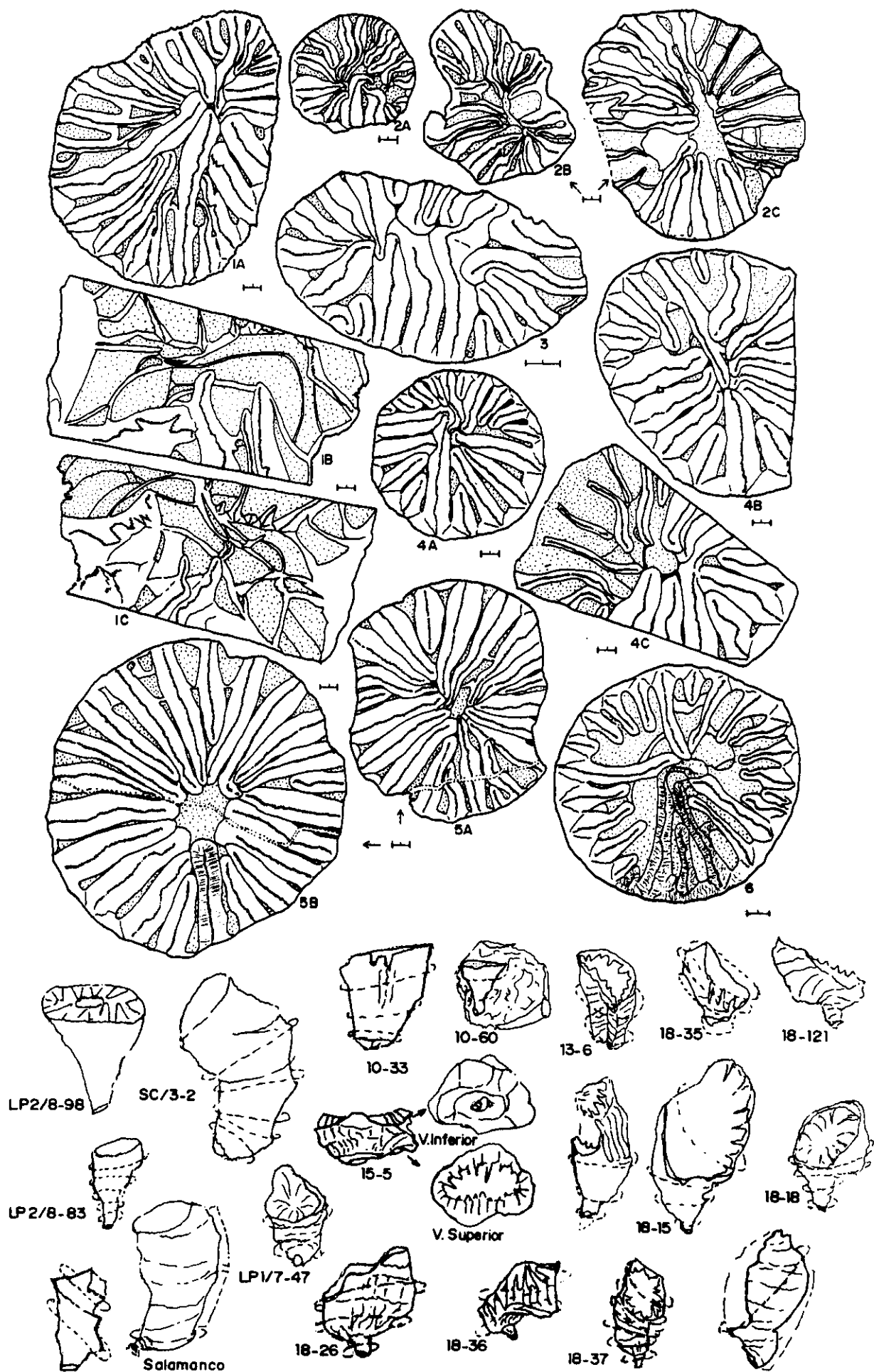
B-2) Guadiato, formas trocoides y/o juveniles:

- SSE/13-6 (aplastado): 7mm, 15SM?; 13mm, 20SM?. Micro anómala.
- SSE/18-37: 4,5mm, 2-1/2-2 (13); 6,5mm, 2-2/3-2 (15); 9mm, 3-3/3-3 (18); 10mm, 4-4/3-3 (20); 8mm (20?). Trocoide hacia patelado, eje totalmente cerrado.
- SSE/10-60: 9mm, 4-4/2-2. Pequeño.
- SSE/18-112: 9,4mm, 3-3/2-3 (17). Pequeño.
- COU2-16: 5mm, 3-2/2-2 (15); 10x7mm, 4-4/4-4 (22). Irregular y pequeño.
- SSE/24-12: 6,2x9,3mm, 3-3/2-2 (16). Irregular y pequeño.
- SSE/24-13 (sólo se conserva la región apical): 6mm, 2-2/2-1 (13).
- SSE/24-14: 7,8mm, 1-1/3-2? (13). Irregular y pequeño.
- SSE/10-64 (fragmento de cáliz, quizás forma cilíndrica): 13mm, 6-4/3-3 (22).
- SSE/10-33: 8mm, 4-5/3-3 (21); 9mm, 4-5/4-3 (22); 17mm, 4-5/4-3. Micro. y morfología algo anómalas (es incluido como *affinis* al especie principal).

Figura 102.- Morfología interna y formas externas para el grupo de *Pentaphyllum expansum*.-

1a-c.- SAL-1. Secciones seriadas. 2a-c.- LAI-31. Secciones seriadas. 3.- COU2-26. Sección transversal.
4a-c.- MO4-pent-1. Secciones seriadas. 5a-b.- SC/3-2. Secciones transversales.
6.- SSE/10-33. Sección transversal.

La escala de todos las secciones es la misma: 1 mm. Las formas externas están a tamaño natural.



**2-1-3-2) Secciones juveniles.-*

Los ápices aparentemente completos que hemos encontrado, parten siempre de diámetros por encima de los 2,5mm. La alteración de los mismos por costras pedogénicas conlleva la imposibilidad de obtener secciones visibles a dichos diámetros, siendo el mínimo conseguido de 4mm (ejemplar LP2/8-83, fig. 101-14).

En el intervalo entre 4 y 6mm hemos obtenido 14 secciones en 11 ejemplares diferentes, correspondientes a todas las tipologías consideradas. En todos los cortes los caracteres y desarrollo son similares (fig. 101).

Se observa nítidamente una cruz formada por los cinco protoseptos marcados en el plan de inserción pentaphylloide, es decir, Cardinal, Alares y Periantípodas. Dichos septos en todos los casos están fusionados en el eje, mostrando continuidad entre ellos. El septo K ya está presente a los 4mm y rápidamente rellena su espacio interseptal, creciendo, ya a partir de los 5mm, a la par que los demás metaseptos y sólo limitado por los periantípodas adyacentes (fig. 101-1a, 2a, 3a, 4a, 7, 14a, 13a y 16a y lám. XXXII).

Entre los 4 y los 6mm, no aparecen más de dos septos por cuadrante, limitándose el número septal entre 9 y 15 SM, la mayor parte de ellos reducidos. Aunque la densidad septal es baja todas las estructuras son siempre muy gruesas (fig. 101-1b y 7).

En este intervalo, que se corresponde más o menos a la fase vermicular de la morfología externa en los ejemplares patelados, es donde observamos con mayor claridad la organización pentaphylloide, aunque contrariamente a otras especies del género, los septos se unen en el eje y no hemos podido obtener secciones aseptadas (quizás se observarían en la región apical alterada) en las que pueda certificarse el crecimiento septal periférico típico del desarrollo Tachylasmoide (FEDOROWSKI, 1973, pg. 94, tabla).

**2-1-3-3) Aparato septal.-*

Partiendo de una organización pentaphylloide inicial los ejemplares se desarrollan radialmente o de modo irregular en aquellos ejemplares en los que se produce una deformación de la sección por adaptación al sustrato (por ejemplo LAI-31, fig. 102-2, SSE/15-5, fig. 101-6, o 18-36, fig. 101-5).

La densidad septal es siempre baja y sólo en algunos casos llega a superar los 22-23 SM (SSE/18-36, fig. 101-5 de contorno irregular). Los cuadrantes se suelen desarrollar por igual, como es propio de una distribución radial con una fórmula 4-4/4-4, como en LP1/7-47, fig. 101-16, podría ser la distribución más representativa.

Sin embargo lo normal es que dicha fórmula esté desequilibrada y sea muy dependiente de las irregularidades de la sección, principalmente al producirse el brusco ensanchamiento de la sección que da lugar a un cáliz amplio y oblicuo, en forma de guante de beisbol. En dichos cálices la región cóncava siempre se corresponde con el lado antípoda y ello provoca cierta aceleración en la inserción de los cuadrantes de esta zona, que suelen tener algún septo más. El resultado final es en cualquier caso el de una fórmula septal normalmente asimétrica (ver tabla).

Entre los ejemplares analizados, unos cuantos son formas de pequeño tamaño que hemos incluido como ejemplares trocoides. Dichos ejemplares como COU2-26 (fig. 102-3), SSE/18-37 (fig. 101-1) o LP2/8-83 (fig. 101-14), podrían ser formas juveniles o bien ejemplares correspondientes a una forma distinta, en la que no se llega a verificar el ensanchamiento propio del grupo principal. Dado que el número septal se estabiliza más o menos alrededor de los 8-11mm de diámetro, es difícil saber cuál es la respuesta correcta.

En SSE, donde son más abundantes las formas pateladas, o ligeramente trocoides, la apertura axial es escasa y sólo aparece en la misma base del cáliz maduro (ejemplares SSE/18-8,

18-91, 15-5, fig. 101-6 etc.). De este modo los ejemplares de menor diámetro se mantienen cerrados (SSE/18-37, fig. 101-1), (este sería el principal argumento para suponer que las formas pequeñas y las grandes pertenecen al mismo plexo de variación).

En Los Santos, donde aparecen formas cilíndricas (casos característicos, SAL-1 o SC/3-2), se observa que la fase previa a dicho desarrollo habría sido también patelada. La existencia de ejemplares patelados aún no cilíndricos, como LP2/10-39 (fig. 101-20), relaciona a nuestro modo de ver ambos grupos.

La relación entre formas trocoides y cilíndricas también se establece mediante ejemplares como LP2/8-98 (fig. 101-18), ejemplar grande pero semitrocoide, que muestra el comienzo de una apertura generalizada, u otros ejemplares como LAI-31 (fig. 102-2) o LP1/8-?, que a pesar de su estrechez muestran desarrollo parcialmente amplexoide en algún momento de su ontogenia así como una gran plasticidad morfológica con aperturas y cierres posteriores del diámetro de la sección.

El desarrollo cilíndrico suele conllevar también desarrollo amplexoide. Esto es fácilmente comprobable en SAL-1 (ver sec. longitudinales, fig. 102-1 y lám XXXII-10) o en LAI-31 (fig. 102-2). Sin embargo el aplastamiento diagenético es muy común en las regiones abiertas de estas morfologías y por tanto el detalle de su organización es difícil de generalizar.

Aún así, en SAL-1 las tábulas tienen forma de domo con las regiones periféricas deprimidas y la aparición de tabelas abombadas secundarias y esporádicas. Dichas tábulas controlan el desarrollo septal como es propio del crecimiento amplexoide (ver fig. 102-1).

En los cortes caliculares los septos pueden sufrir procesos de dehiscencia estereoplásmica típica en microestructuras fibronormales (es muy común por ejemplo entre Cyathópsidos).

El paso de la región juvenil de eje cerrado a la región abierta suele verificarse mediante la aparición de un hueco septal con apertura anticardinal (ver MO4-p1, fig. 102-4). Este hueco anticardinal, más o menos regular, es también observable en las bases caliculares de las formas pateladas de SSE (por ejemplo en SSE/18-18, fig. 101-4, lám. XXXII-4 o SSE/18-89, fig. 101-9, lám. XXXII-8).

Por último y respecto a los septos menores diremos que su ausencia es casi completa con alguna excepción en el que podemos observar los Km incipientes (cáliz del holotipo, SSE/18-18).

***L-2-1-4) Microestructura.-**

La descripción microestructural es sencilla, pues se ciñe casi de modo estricto a un modelo fibronormal (lám. XXXII).

Los mesoplasmas son LMN completas hasta el cáliz que nunca sufren aperturas, que como mucho pueden llegar a entrecortarse en algunos cálices (SC/3-2, lám. XXXII-14b). Dichas LMN son finas y claramente granulares y pueden ser fuertemente tortuosas, en cuyo caso la orientación del tejido fibroso del estereoplasma se ve intensamente afectado (XXXII-14c).

Las regiones mesoplásmicas en las que podemos observar entrecortamiento, provocan la aparición de dominios fasciculares de fibras que pueden afectar a todo el grosor el septo, que es en general realmente elevado. Dichos dominios, al igual que las regiones estereoplásmicas adyacentes en un septo con una LMN fuertemente retorcida, se enfrentan lateralmente provocando la aparición de suturas dentro de la contrucción del mismo septo (XXXII-14b).

La imagen de la LMN en una fotografía de Microscopio electrónico (ejemplar SC/3-2) nos muestra una cierta ordenación radial de los gránulos que podría interpretarse como una trabeculización incipiente. Dicha trabeculización no pasa de dicha incipiencia y en su máximo desarrollo corresponde a los citados procesos de entrecortamiento observados en algunos ejemplares.

El estereoplasma es enteramente fibroso a pesar del grosor que llegan a alcanzar los septos. Dicho grosor es casi el mayor observado en todos los taxones estudiados, como puede evidenciarse por el hecho de la compacidad de las estructuras para diámetros grandes y densidades septales tan pequeñas.

La homogeneidad del estereoplasma puede verse localmente alterada en algunas regiones en las que aparecen dos fases diferentes de acrección. De hecho en una etapa consecutiva, la orientación del tejido puede ser ligeramente diferente, provocando la aparición de regiones fibrosas dispuestas de modo más o menos perpendicular a la adyacente, con el consiguiente aspecto fibroso frente a un aspecto granular de la región en la que las fibras son cortadas perpendiculares a su dirección de crecimiento (esta distribución es habitual en aquellos ejemplares con desarrollo irregular y procesos de adaptación al sustrato, lám. XXXII-14c).

El tejido fibroso constituye también todo el grosor de las finas murallas externas de esta especie. Las fibras que parten de elementos más granulares, se disponen perpendicularmente a la superficie externa. Una vez más, las murallas de los ejemplares irregulares muestran orientaciones diferentes de las fibras, dado que la posición del tejido secretor cambia constantemente de dirección.

La organización de las fibras en la muralla externa no alcanza en ningún caso observado una mayor texturación, por lo que la empalizada se mantiene simple a lo largo de toda la ontogenia del coral.

Las fibras observadas en los ejemplares de todo el conjunto corresponden a filamentos finos de dirección ligeramente cambiante, base redondeada y bordes irregulares. Los tamaños, al contrario de otros taxones con gran desarrollo fibroso, se mantienen casi constantes a lo largo de todo el grosor de la estructura (dichas dimensiones son: 50-70 micras de longitud por 15-20micras de anchura), lo cual impide una estructuración en dominios de orden mayor así como la aparición de dominios externos triangulares (dominios remarcados por la diagénesis tan corrientes en otras especies fibrosas).

Una observación notable en este tipo de microestructura es la absoluta ausencia de sellos interseptales, de modo que el contacto entre septos contiguos dentro de un intersepto cerrado, es totalmente liso y neto (sólo aquí las fibras son de tamaño algo mayor).

Las tábulas se forman por la separación del tejido estereoplásmico del septo, generalmente en dirección centrífuga. Este tejido estereoplásmico es una perfecta continuación de las fibras del septo. A veces estas separaciones se producen dentro de un septo sin llegar a formar tábulas: dehiscencias que sólo tienen lugar en la parte alta de los cálices cilíndricos.

***2-1-5) Variabilidad.-**

Además de la variabilidad comentada a medida que hemos ido exponiendo la anterior descripción, existen ciertas variaciones de mayor rango que conviene comentar a parte.

Así el ejemplar SSE/10-33 (fig. 102-6, lám. XXXII-12), aunque de morfología claramente pentafileide, es incluido con dudas, ya que presenta diferencias importantes, principalmente microestructurales.

Las secciones obtenidas van de los 8mm hasta los 17mm. Este ejemplar claramente trocoide, muestra escasas variaciones a lo largo de todo el desarrollo observado, con la incorporación de un único septo entre los dos extremos (de 4-5/3-3 a 4-5/4-3 entre los 8 y los 17mm), además la estructura es cerrada axialmente, pero con septos de grosor moderado y desarrollo de tábulas irregulares. El septo antípoda es claramente más corto que en los especímenes del grupo principal y la microestructura es en general diferente (lám. XXXII-12b). El principal factor diferenciador en la microestructura podría ser quizás el tamaño y la forma de

los microelementos fibrosos, que son más anchos e irregulares. Dicha diferencia no se debe a una mayor relación con elementos lamelares ya que no se observan elementos tridentes típicos. Esta diferencia microelemental da un aspecto general marcadamente diferente a la microestructura y si se diera el caso de haber encontrado una mayor cantidad de ejemplares con estas características sin duda estos rasgos serían suficientes para proponer con ellos una especie diferente.

Además existen otros dos ejemplares (SSE/13-6, fig. 101-13 y SSE/18-35, fig. 101-11 y lám. XXXII-11) que a cierta irregularidad morfológica (en el caso de 13-6 se ve remarcada por el aplastamiento diagenético sufrido) añaden también cierta distancia microestructural. La irregularidad morfológica es fácilmente asimilable en el marco general descrito más arriba, sin embargo las diferencias microestructurales son quizás más difícilmente explicable respecto al modelo general fibronormal.

Así, tanto 13-6 como 18-35, tienen septos similares a los descritos para algunos de los grupos de *Rylstonia-Convexiphyllum*, basados en elementos de naturaleza intermedia, fibrosa-tridente que en algunas secciones pueden estar dispuestos en falso diedro.

Estos ejemplares, debido a su microestructura y a su irregularidad morfológica, que permite en cierto modo diferentes interpretaciones de cuál es o no es el septo K, los alares o el Cardinal, plantean problemas en su asignación taxonómica.

La microestructura observada en la LU del ejemplar LP1/7-47, típicamente pentaphylloide en su morfología, pero cuyo estereoplasma en los cortes caliculares muestra un aspecto microestructural en lámina convencional con un aspecto de falso diedro incipiente, es en sección ultrafina algo diferente a la distribución fibronormal típica, con un leve porcentaje de elementos tridentes más cercanos a las LMN, que serían los responsables de la aparición local del falso diedro (en los cortes apicales la microestructura es normal).

Las anomalías microestructurales pueden ser observadas en un ejemplar morfológicamente "normal" como LP1/7-47, fig. 101-16, y por tanto ser admisibles en el conjunto, a pesar de su mayor desarrollo en SSE/13-6 y SSE/18-35 (la forma externa de éste último es típicamente patelada, lo cual apoyaría nuestra clasificación).

La razón que podría explicar anomalías microestructurales como las descritas se puede basar quizás en fenómenos patológicos en el tejido secretor, responsables también de las peculiaridades morfológicas de los ejemplares. Este tipo de fenómenos sería claramente diferente a las deformaciones por adaptación al sustrato observadas en otros ejemplares, que tienen un desarrollo microestructural completamente normal.

Para completar la descripción de la variabilidad hay que hablar también de algunos ejemplares que a pesar de mostrar una microestructura similar a la descrita tienen un desarrollo morfológico que no es Pentaphylloide. Dichos ejemplares han quedado sin clasificación definitiva.

Entre los indeterminados, alguno podría ser un pentaphyllido que alcanza una igualación septal muy pronto en la ontogenia y por ello no es identificable (SSE/14'-17, LP2/9-14 o LP2/8-4). Otros muestran claramente un desarrollo conspicuo del septo K (ver CA/43-15 y RR/35-4, capítulo de Miscelánea, gen et sp. indet. nº1).

En cualquier caso dichas formas demuestran que a pesar de todo y aunque la microestructura general de esta especie es característica; puede también aparecer en otros taxones o incluso no aparecer en algunos ejemplares patológicos de la misma.

*2-1-6) *Discusión.-*

La utilización de un sólo nombre específico para un conjunto con la amplia variabilidad descrita, puede quizás ser erróneo, principalmente basándonos en la distribución de formas principalmente cilíndricas en Los Santos (variedad cilíndrica) y de formas principalmente pateladas en SSE (variedad patelada).

No distinguir ambos conjuntos se debe al hecho de haberlos considerado cogenéricos con el resto de especies de *Pentaphyllum* que corresponden a formas con septos que no suelen encontrarse en el eje y que parten de inserciones septales periféricas (sensu FEDOROWSKI, 1973). Esto hace que las diferencias mencionadas entre los grupos estudiados por nosotros sean realmente de rango menor y necesariamente subespecífico.

La alternativa del subgénero debería verse respaldada por la existencia de formas similares en otras regiones y edades, hecho que quizás se confirmaría tras el estudio de las poblaciones del posible *Pentaphyllum* del Carbonífero superior de la Cordillera Cantábrica (en RINKLEFF, 1994).

Sin embargo *Pentaphyllum hitis* WEYER, 1975, especie del Viseense inferior de Insel Hiddensee muestra rasgos cercanos en sus secciones juveniles a las secciones juveniles descritas por nosotros, principalmente en lo referente a la compacidad de la estructura y a la relación de los protoseptos en el eje del coral. Las fotografías incluidas en WEYER, 1975, parecen también corresponder a una microestructura como la aquí descrita, aunque esta posibilidad no está reflejada en el texto, en el que no hay descripción microestructural.

Si la relación entre nuestra especie y la descrita por WEYER es correcta, nuestra hipótesis inicial es válida y la idea de un subgénero deja de resultar necesaria. La principal pega que sigue subsistiendo es la del desarrollo del septo K.

HUDSON (1936) interpreta que el rasgo derivado dentro del género *Pentaphyllum* respecto al septo K, es una aparición cada vez más retrasada del mismo (esta idea parece aceptada con posterioridad). Esto sería completamente contrario a nuestros datos ya que el septo K adopta una tendencia contraria en el plexo de *P. expansum*.

Por contra pensamos que dado el escaso rango estratigráfico (Tournaisiense-Viseense inferior) de las formas típicas de Centro Europa e Islas Británicas y el mayor parecido entre ellas y nuestros ápices vermiculares (forma externa que por otro lado es típica en dichas especies) podría indicar que las mismas son realmente formas primitivas y que *P. expansum*, con un K de crecimiento acompasado con el resto de los mayores, constituiría realmente la tendencia derivada dentro del género.

La cuestión no está clara y de momento ha de quedar abierta, hasta que las formas del Carbonífero superior de la Cantábrica puedan ser examinadas y la microestructura de las formas genuinas del grupo puedan ser contrastadas.

Grupos probablemente homeomorfos con los pentaphyllidos del carbonífero inferior, podemos encontrarlos en el Devónico, incluidos en el género *Oligophyllum* POCTA, 1902 (ver SCHINDEWOLF, 1942 y KULLMAN, 1965), o en las citadas formas del Pérmico medio y superior, que sí han sido incluidas en *Pentaphyllum*.

Respecto al grupo de especies descrito en el Pérmico medio y superior de Timor (SCHINDEWOLF, 1942), Pérmico ruso (ILJINA, 1965) y Pérmico superior tardío de Irán (Abadeh y Julfa, EZAKI, 1989 Y 1993), pensamos que todas ellas (algunas han sido incluidas en el género *Pentamplexus* SCHINDEWOLF 1940 o *Pleramplexus*, SCHINDEWOLF, 1942) están íntimamente relacionadas con el género *Tachylasma*, que originalmente fue definido en dichas edades y del que sólo les separa el desarrollo efébio del septo cardinal (acortado en *Tachylasma*).

Todas estas formas tienen una microestructura fibronormal similar a la descrita por

nosotros aunque con tendencia a la trabeculización, es decir a la división de la LMN en unidades de desarrollo más verticalizado (ver por ejemplo EZAKI, 1993, lam.1, fig. 14-18). Sin embargo, nos parece que la diferencia más acusada es el claro desarrollo de los septos menores, que nunca aparecen (como mucho únicamente los Km) en las formas del Carbonífero inferior.

En nuestra opinión la cercanía de dichas formas con *Tachylasma*, *Pentamplexus* e incluso *Pleramplexus* SCHINDEWOLF, 1942 (comparar por ejemplo la fig. 18 de la lam.1 de EZAKI, 1993 con las figuraciones de *Pleramplexus* en SCHINDEWOLF, 1942, pg 161-167) es mucho más clara y la relación con *Pentaphyllum* (originalmente definido en el Carbonífero inferior), es interpretada por nosotros como un fenómeno de homomorfismo.

Respecto al resto de los grupos descritos en esta Tesis las diferencias son muy evidentes y la distancia taxonómica parece en principio bastante notable, por lo que, al igual que en el caso de *Cyathaxonia*, hemos decidido conservar la denominación a nivel Familiar.

Capítulo VI-M

Miscelánea.-

M-1) *Introducción.-

En la exposición de todos los grupos anteriores podemos notar que existen siempre un cierto número de ejemplares que se separan algo más del resto, en los intervalos de variabilidad de sus respectivos grupos principales. Estas formas son siempre escasas en número e insuficientes para definir con ellas especies nuevas o para llegar a discernir con exactitud su verdadero estatus. En cualquier caso dichas formas están más o menos emparentadas con el resto de los ejemplares del grupo.

Sin embargo, dentro de las colecciones estudiadas en esta tesis, son comunes formas igualmente minoritarias (no más de cuatro ejemplares), pero que a diferencia de las anteriores, no están claramente relacionadas con los grupos principales. Así pues hemos decidido reunir dichas formas en un epígrafe aparte. A pesar de su escasez, algunas de estas morfologías son interesantes y su aparición ha de ser discutida para completar la caracterización de las faunas estudiadas.

Eliminamos de este grupo algunas morfologías de tipo *Amplexocarinia* que se han observado en varios afloramientos, pues consideramos que en estos casos, dichas morfologías corresponden a fases ontogénicas de otros tipos de corales y que por sí mismas (es decir cuando no tenemos otras zonas más determinantes), no pueden aclarar el taxón al que pertenecen realmente.

***M-2) *Sychnoelasma* sp.**

M-2-1) *Material y su problemática.-

Cuatro ejemplares, todos recogidos en la banda Namuriense de la cuenca de Guadiato. Tres de ellos (SA/1-1 a 3) provienen de la facies olistolítica asociada a la base de la columna del Arroyo de la Juliana (ver mapa de situación) y muestran síntomas de reelaboración. El cuarto ejemplar (VC/1-1) fue recogido en un nivel margoso alterado, situado en la base de la columna del Vía Crucis (cerca de Espiel), al comienzo del camino que sube hasta la Sierra del Castillo. Este ejemplar no muestra síntomas de reelaboración pero aparece intensamente silicificado.

Los ejemplares que incluimos en este epígrafe provienen de sedimentos de la banda intermedia y por tanto deberían corresponder a taxones de edad namuriense, como el resto del contenido paleontológico que se observa en los materiales de esta sucesión. Las características tafonómicas indican que al menos dos de los ejemplares hallados en el afloramiento de San Antonio están reelaborados. Podrían por tanto provenir de estratos más antiguos.

Sin embargo en nuestro caso sigue existiendo un problema bioestratigráfico importante: *Sychnoelasma* es un género cuyo registro más alto corresponde a la parte alta del Viseense medio de Alemania (ver trabajo de WEYER, 1972b), siendo sin embargo corriente e incluso muy importante en el Tournaisiense superior-Viseense inferior de Europa y América, en donde sus especies y grupos afines parecen tener cierto valor bioestratigráfico, caso bastante raro dentro de corales sin diseipimentos. La determinación de los ejemplares es indudable, e incluso tuvimos la oportunidad de corroborarla con la opinión directa de B. SANDO con motivo de una estancia en España durante el verano de 1994 (este autor ha escrito varios trabajos sobre formas de este género).

Por otro lado, en la cuenca de Guadiato no se han reconocido sedimentos carbonatados de esta edad en ninguna de las bandas. La única excepción, es la datación de Tournaisiense superior dada para la supuesta base de la banda central en APALATEGUI *et al.* 1985 (MAGNA 1:50.000, memoria de la hoja 879 de Peñarroya) referida a una asociación de braquiópodos encontrada entre los niveles cuarcíticos de Sierra Boyera (ver cap. II, apartados D-2 y D-3).

En cualquier caso estos corales presentan una problemática muy clara:

-O bien suponen el hallazgo estratigráficamente más alto del género (habría que mover su registro al menos hasta los niveles de edad de la banda meridional, aunque probablemente tendría que ser algo más alto).

-O bien reconocemos en ellos el único testigo por el momento, de una fase de sedimentación carbonática previa a todas las observadas en la zona de Guadiato.

Ambas cuestiones son delicadas y para responderlas aún tendremos que esperar hasta que el conocimiento de la cuenca sea más completo.

***M-2-2) *Morfología externa.*-**

Los ejemplares estudiados son de tamaño medio y forma externa trocoide. Su longitud varía entre 13 y 17mm y su diámetro máximo alrededor de 11mm. El cáliz es superficial, con una fósula cardinal profunda desarrollada sobre el lado convexo de la curvatura. Esta fósula alcanza el eje del coral y es de lados paralelos.

La muralla externa es lisa y no se han observado en ninguno de los ejemplares síntomas de procesos de fijación u otros fenómenos de adaptación al sustrato.

***M-2-3) *Morfología interna y microestructura* (fig. 103 y lám. XXXIII-1 y 2).-**

Los datos que tenemos corresponden todos a cortes transversales. Entre estos cortes el de menor diámetro corresponde a una sección de 3,6mm (ejemplar SA/4-1, fig. 103-1a). En este corte ya se observa una organización casi adulta. La fórmula septal es 5-5/3-3 y los septos se disponen radialmente (existe aún un leve pinnamiento) alrededor de una marcada fósula cardinal ocupada por un septo cardinal que se extiende hasta su extremo. En esta sección no se observan fósulas alares y éstas no aparecen en toda la ontogenia. Todos los septos muestran longitudes homogéneamente decrecientes en cada cuadrante y aunque el septo antípoda se deja notar, no llega a ser claramente más largo que los periantípodas. Los extremos septales de todos los septos (menos el cardinal) de todos los cuadrantes se fusionan para crear una cresta que flanquea a la cavidad fosular. En la zona interna esta cresta se desarrolla un estereoplasma realmente notable similar a los refuerzos fosulares descritos para algunas formas de *Zaphrentites*, aunque con mucha mayor regularidad. En este corte ya ha comenzado la inserción de los septos menores. Éstos, junto con un gran desarrollo de las bases septales de los mayores, forman una septoteca en cuya parte externa no se observan rastros de verdadera secreción mural independiente (arqueotecal).

La microestructura en este corte está conformada por mesoplasmas totalmente cerrados, marcando LMN nítidas, fusionadas de septo mayor a septo mayor en su zona axial. Esta fusión es la que crea la cresta fosular. El estereoplasma es fibronormal, sin que lleguemos a observar la capa lamelar intermedia del esquema tripartito. Aunque no hemos realizado lámina ultrafina, los microelementos fibrosos podrían tener cierta tendencia intermedia. En la zona basal de las LMN comienza a detectarse cierta inestabilidad o tendencia a la apertura.

Por encima de este corte hemos realizado cortes a 6, a 7,5 y a 9,5mm. A 7,5mm (fig. 103-1b) Las fórmulas septales son igualadas entre cuadrantes y casi ya completamente establecidas a partir de los 7mm. La variación está entre 7-7/7-7 y 8-8/6-6, siempre rondando los 34 septos

mayores. En un corte a 6mm la fórmula es 6-6/7-7, lo que nos indica que la inserción casi completa de los septos mayores se comprime entre los 3,5 y los 6mm de diámetro. La regularidad e igualdad entre cuadrantes se plasma en una disposición completamente regular en donde no se observa ninguna diferenciación de longitudes. El septo cardinal es largo hasta más allá de los 7mm, que es cuando comienza a reducirse gradualmente. A la vez que se verifica la reducción del cardinal comienzan a abrirse los huecos interseptales. La apertura se produce desde la zona axial hacia la periferia, manteniéndose la septoteca en la mitad inferior de los septos mayores, justo en la zona en la que coinciden con los menores. Las tábulas, cuando la apertura se hace más franca, parten de la zona axial, están inclinadas suavemente hacia la periferia y son más o menos completas. Estas tábulas están especialmente deprimidas en la cavidad cardinal. El relleno calicular aparece en primer lugar ocupando la fósula y más allá de los 8,5mm de diámetro (fig. 103-1c). Esta fósula es estrecha de lados paralelos y se extiende hasta el eje. En el resto de los lóculus, sólo se llega a observar relleno calicular en la zona periférica del tabulario, por encima de la septoteca, corroborando el dato observado respecto a la escasa profundidad del cáliz.

En ningún momento llega a observarse una verdadera muralla externa y los septos menores nunca sobrepasan en longitud a la citada septoteca (hasta 1/3 de la longitud de los mayores).

La variabilidad observada se centra en el desarrollo mayor o menor de las tábulas. En este sentido el ejemplar menos desarrollado es SA/4-1 y el más avanzado es el ejemplar del Vía Crucis. En éste último además se observa un desarrollo menos evidente de la estructura fosular en el corte inferior, aunque este efecto puede ser aparente, debido a la silicificación que sufre el ejemplar.

La microestructura sufre una serie de cambios bastante notables desde el corte juvenil. Así, las inestabilidades detectadas en los mesoplasmas cerrados, se generalizan dando lugar a aperturas de LMC aserradas, que en algunos ejemplares llegan a ser completas en todos los septos. Una vez más observamos la correlación entre un mayor desarrollo de estas aperturas y un mayor desarrollo del tabulario, de modo que el único ejemplar que conserva LMN aún en el cáliz, es SA/4-1, que es el que muestra un menor desarrollo de tábulas y el que posee una fórmula septal algo menos equilibrada (8-8/6-6).

En los ejemplares más abiertos, como SA/4-2 (fig. 103-2) o VC/0-1 la cresta septal en las zonas caliculares queda disimulada por la apertura de los mesoplasmas, pero dicha cresta sigue observándose en el cáliz de los ejemplares cerrados.

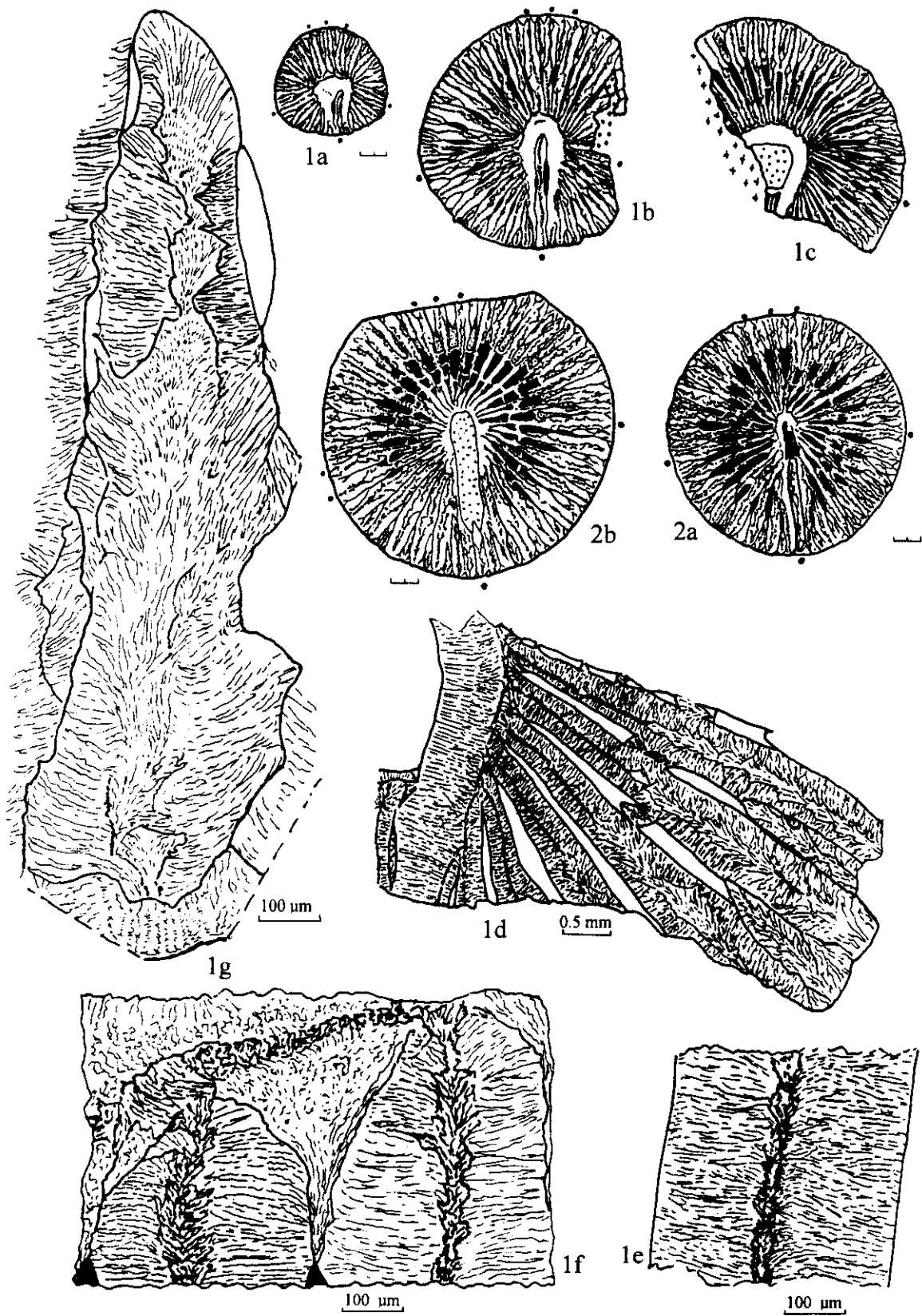
Las zonas de mesoplasma con aperturas incipientes, muestran una estructura ordenada que también se refleja en corte longitudinal en las bases septales. Los fascículos de eje formados son pequeños y asemejan trabéculas incipientes (fig. 103-e).

Figura 103.- Morfología interna y microestructura para *Sychnoelasma* sp.

1a-g.- SA/4-1. 1a-c, ontogenia. 1d, aspecto general de la microestructura. 1e y f, dos detalles de la organización fibronormal en una zona de LMN, donde observamos que dicha región está formada por pequeñas aperturas triangulares, precursoras de zonas de mesoplasma aserrado y amplio. En 1g observamos la organización microestructural en una región abierta.

2a-b.- SA/4-2. Este ejemplar, de mayor tamaño, también muestra una apertura mesoplásmica mucho más temprana y marcada.

La escala de los ejemplares es de 1 mm salvo en los ejemplares en los que se especifica.



*M-2-4) *Discusión.*-

El bajo número de ejemplares y la variabilidad observada entre ellos, aconseja dejar la clasificación específica en nomenclatura abierta. Por otro lado su incierta posición estratigráfica hace que a pesar de los posibles parecidos que pudieramos encontrar con especies ya descritas, no las utilicemos.

Datos microestructurales de este grupo de corales han sido recogidos en varios trabajos (SUTHERLAND, 1958; SANDO, 1972). En todos ellos se reconoce la naturaleza fibronormal de los septos. La gran novedad en las formas que aquí presentamos, es la apertura aserrada de los mesoplasmas, observada quizás también en los ejemplares alemanes (WEYER, 1972b).

Los rasgos generales de la morfogénesis coinciden plenamente con los de cualquier especie integrante del grupo. La gran expansión de este tipo de formas en el Tournaisiense-Viseense, hacen pensar en un grupo mayor que quizás tenga rango de familia. Las formas de dicha familia que pueden ser consideradas como más derivadas son las incluidas en el género americano *Ankhelasma* SANDO, 1961 Pero primero hemos de exponer detalladamente esta cuestión, principalmente en lo que se refiere a las relaciones entre ambos géneros:

En un trabajo reciente (BAMBER & SANDO, 1993), estos autores revisan la morfogénesis de *Ankhelasma* a la luz de nuevo y mejor conservado material, llegando a la conclusión de que corresponde a una familia aparte, desdiciéndose en cierto modo de su opinión anterior en la que relacionaban el género con *Sychnoelasma*.

En nuestra opinión existen varios errores en dicha redescrición, principalmente en lo que se refiere a la identificación de los septos alares. Este error provoca que los autores no sepan discernir el origen de las crestas formadas alrededor de las fósulas. En concreto se forman 5 crestas, una de ellas corresponde al septo antípoda, otras dos a la fusión de los extremos axiales de los septos de los cuadrantes antípodas (crestas que los autores confundieron con los septos alares) y otras dos crestas, a los flancos alrededor de la fósula cardinal, formados por la fusión de los extremos axiales de los septos en los cuadrantes cardinales (crestas cuya génesis queda como incógnita en el trabajo citado). La superficie basal provoca la separación de la zona axial de los septos, de modo que sólo llegan a observarse en corte transversal la zona axial de sus ejes fusionados (o lo que es lo mismo, las crestas septales) y por otro lado la región periférica correspondiente a la septoteca.

Las crestas fosulares observadas en nuestros ejemplares, así como en cualquier integrante del género *Sychnoelasma* son similares a las de *Ankhelasma*, con la diferencia de que en este último grupo se desarrolla un cáliz profundo, que no existe en *Sychnoelasma*, así como tampoco existe diferenciación del antípoda ni crestas en sus cuadrantes (esto se debería también a la radialidad de *Sychnoelasma*).

Un cáliz más profundo y la retención de un mayor pinnamiento en la disposición septal provocan un gran desarrollo de las crestas septales. Este desarrollo es similar al observado en algunos de nuestros taxones de desarrollo fascicular, principalmente en el género *Convexiphyllum*. La fusión de los ejes septales y un cáliz profundo provocan una zona axial que puede tener un desarrollo independiente en forma de estrella, algo similar a una estructura axial, aunque desarrollado con otro tipo de geometría. Este tipo de desarrollo que provoca una diferenciación en las longitudes septales, es claramente convergente en varios de los grupos descritos en esta tesis y por tanto no puede ser considerado por sí mismo argumento suficiente para proponer con él una nueva familia, aunque sí puede dar lugar a la definición de un género nuevo (como en este caso sería *Ankhelasma*, o en nuestro caso el género *Convexiphyllum*).

La microestructura fibronormal de *Ankhelasma* es también del mismo tipo que la descrita para *Sychnoelasma*, aunque en el primero se describen elementos carenales relacionados con las

inestabilidades basales de la LMN en la zona septotecal.

Todos estos argumentos nos hacen inclinarnos por que ambos géneros son realmente muy cercanos, tal y como opinaba en principio SANDO (1961) y SANDO *et al* (1991). Pensamos que la nueva familia propuesta por BAMBER & SANDO (1993) existe, pero debería abarcar a todos los integrantes del plexo de *Sychnoelasma* (con lo que sería conveniente llamar a esta familia Sychnoelasmatidae más que Ankhelasmatidae, ya que este género es más derivado y de definición posterior). Dicha familia aún debe ser propuesta y bien definida, aunque nosotros desde la pobreza y los múltiples problemas de nuestro material, no somos los adecuados para realizar esta labor.

* M-3) Gen. et sp. indet. 1

* M-3-1) Descripción.-

El material incluido en este primer grupo indeterminado, consiste en dos ejemplares, ambos recuperados en niveles de la unidad 4 de la cuenca de los Santos, uno en el nivel 43 de Cerro Armeña (CA/43-15) y el otro en la parte alta del corte cercano de Rivera de Robledillo (RR/35-4).

Ambos ejemplares están incluidos en la roca y no tenemos dibujos descriptivos de su morfología externa. Sin embargo podemos decir que el ejemplar de Rivera de Robledillo es una forma de pequeño tamaño, mientras que el otro ejemplar es grande y posiblemente de forma curvada y trocoide, con el desarrollo de la zona cardinal en el lado convexo.

Internamente ambos ejemplares presentan una simetría antipinnada, aunque no se observa desarrollo de fósula cardinal. Los septos son anchos y la estructura general es cerrada y sin huecos interseptales hasta la misma base calicular.

En los cortes de menor diámetro, obtenidos en CA/43-15 (2mm, fig. 104-2a), la simetría es radial, la fórmula septal es 1-2/0-0 (9 septos mayores), los finales septales están fusionados formando un pequeño aulos incipiente, y ningún protosepto queda marcado sobre los demás. La microestructura en este corte es completamente fibronormal, con LMN completas y sin capa lamelar en el estereoplasma. Esta microestructura es similar a la descrita para *Pentaphyllum expansum*.

En RR/35-4 hemos realizado dos secciones, una a 5,5mm de diámetro y otra a 9,3mm. En la sección inferior, ya ha desaparecido el aspecto aular de la sección inferior del otro ejemplar y la disposición es claramente antipinnada, con los septos cardinal y antípoda fusionados en el eje y los alares algo reducidos. La fórmula septal es 2-2/2-2. Por otro lado, la microestructura sigue siendo completamente pentafileide. La segunda sección del ejemplar de Cerro Armeña es algo mayor que esta que acabamos de describir, con 7mm de diámetro, sin embargo su disposición y microestructura es idéntica (comparar fig. 104-1b y 2a).

RR/35-4 tiene un cáliz de 9,5mm de diámetro y una fórmula 3-3/3-3, mientras CA/43-15, alcanza al menos los 16-17mm y una fórmula de 4-4/4-4. En la sección del 1º, observamos que el lado antípoda se retira antes, llegándose a observar un septo K más largo que los periantípodas, flanqueado por los dos Km incipientes y contrapuesto a un cardinal algo acortado. La microestructura en este corte sigue siendo pentafileide, pero los finales septales son bastante redondeados y las LMN no llegan hasta el final del septo.

En la sección más alta de CA/43-15, la disposición es similar a los casos anteriores, es decir, antipinnada con un antípoda alargado y fusionado con el cardinal y alares inconspicuos. La gran diferencia en este corte es la microestructura, pues deja de ser netamente pentafileide, pasando a ser de septo continuo en la mitad interna de cada uno de los septos. Así, las bases

septales se mantienen aún fibronormales, con las fibras perpendiculares a la lámina media negra y granular. Sin embargo, en la mitad interna, el septo se abre por completo y casi se funde con el resto de los septos, perdiendo la definición de sus bordes, que sólo llegan a discernirse correctamente observándolos con nícoles cruzados (fig. 104-1d y lám. XXXIII-8b). Pensamos que lo que sucede es que el fenómeno observado en los finales septales redondeados del corte calicular del otro ejemplar, se agudiza en este, conquistando prácticamente los 2/3 de cada septo.

Estos septos continuos están formados por las mismas fibras que el resto del estereoplasma fibronormal, sólo que en la zona de eje parecen desarrollarse algunos elementos fasciculares típicos de mesoplasma abierto. Los microelementos son finos y alargados pero no interpenetrados, con la base redondeada y el perfil liso en el que se observan entrantes y salientes adaptados a las bases redondeadas de las fibras adyacentes.

En ambos ejemplares la muralla externa está formada por microestructura fibrosa o intermedia, perpendicular al borde externo y sin organización de tercer orden. Los cierres de los huecos interseptales no desarrollan en ningún momento sellos interseptales, siendo el contacto totalmente recto y nítido (este es también un detalle típico en *Pentaphyllum*).

*M-3-2) *Discusión.*-

Los ejemplares descritos tienen un desarrollo del aparato septal similar al descrito en las formas más simples de la especie *Cania pseudoheterophyllia* pero con el desarrollo de láminas medias negras y una microestructura cuyo principal componente es muy cercano a *Pentaphyllum expansum*.

Que ambos ejemplares pertenecen a una misma especie, nos parece claro, principalmente por el desarrollo de la disposición septal, aunque las innovaciones microestructurales del ejemplar de mayor tamaño hacen discutible nuestra hipótesis. Si ésta fuera cierta, el ejemplar pequeño sería sin duda una forma juvenil del segundo.

Si asociáramos estos ejemplares con el género *Cania*, tendríamos el problema de justificar su microestructura, en la que además de láminas medias negras observamos muralla externa fibronormal y en las zonas abiertas, mesoplasmas con elementos claramente fibrosos, nunca lamelares como en el caso de *Cania*.

Asociar estos ejemplares a *Pentaphyllum* parece poco apropiado ya que no presenta un antípoda acortado en los cortes apicales y los alares están poco desarrollados.

Figura 104.- Morfología interna y microestructura dentro del grupo de formas indeterminadas, Miscelánea.

* Gen et sp. indet. n°1:

1a-b.- RR/35-4.

2a-e.- CA/43-15. En 2a se representa la fase juvenil abierta en el eje y con disposición radial. 2e da una idea de la microestructura en una zona que aún presenta LMN. El aspecto de esta microestructura es puramente fibronormal. En 2d, sin embargo vemos el aspecto de una región en donde ya no aparecen rastros de mesoplasma. En detalle las fases de eje sí existen, pero son continuas con las zonas fibrosas laterales (aspecto microfibrroso).

* Gen. et sp. indet. n°2:

3a-c.- MO4-?. En 3c observamos una microestructura lamelar puramente paralela a los ejes de las estructuras, sin producción de diedros u otras organizaciones de ningún tipo.

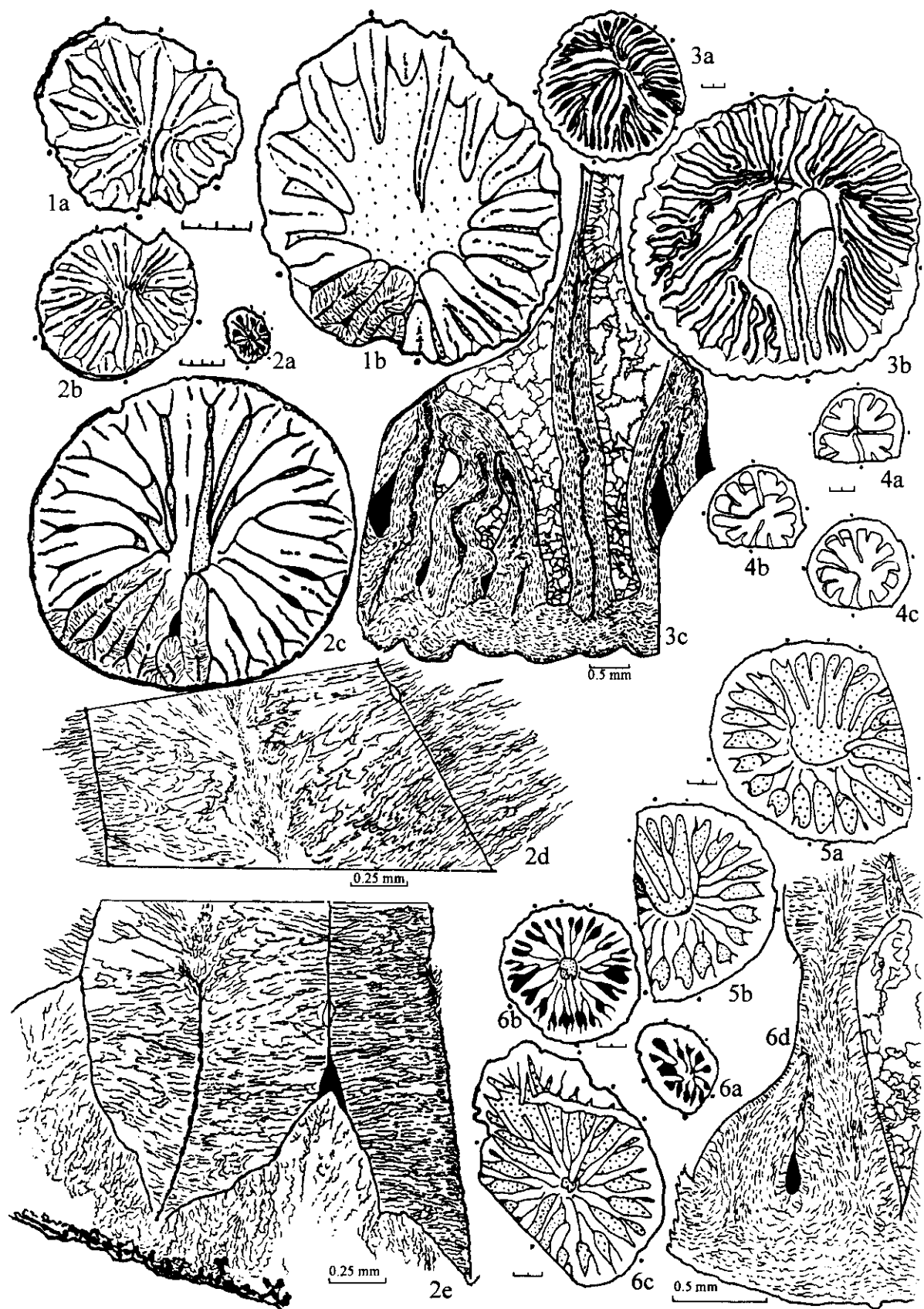
* Gen. et sp. indet. n°4:

4a-c.- SSE/24-?.

* Gen. et sp. indet. n°3:

5a-b.- COU2-33. 6a-b.- COU2-30. 7a-b.- SSE/14"-15. En b obsérvese el desarrollo microestructural de septo continuo pero aparentemente con elementos lamelares más que fibrosos.

La escala de las subdivisiones es de 0,5 mm excepto en los ejemplares en los que se especifica.



Una tercera posibilidad es que estos ejemplares pertenecieran a algún otro grupo mayor diferente a los descritos en esta Tesis. Este grupo podría corresponder a las formas originales del género *Plerophyllum* tal y como están descritas en FEDOROWSKY (1973).

Con tan escaso material y ausencia de descripciones microestructurales originales preferimos dejar estas formas en nomenclatura abierta, aunque describiéndolas y señalando así la existencia también de este tipo de morfologías en las asociaciones estudiadas.

* M-4) Gen et sp. indet. 2

* M-4-1) *Descripción.*-

En este segundo grupo de formas indeterminadas incluimos 3 ejemplares pequeños hallados dentro de la matriz sedimentaria; 2 de ellos provienen de los sedimentos calcareníticos del Couce (COU2-30 y 33) y un tercer ejemplar del nivel 14" de la Sierra de la Estrella (SSE/14"-15). El diámetro máximo observado es de 6,5-7mm y la forma externa debe ser ceratoide. La muralla externa es lisa y no se observan procesos de fijación.

Para el estudio de estos ejemplares incluiremos el análisis de un corte transversal en zona apical y otros tres cortes en la base del cáliz.

El corte más apical de los realizados tiene 2,2 mm de diámetro y una fórmula septal aparentemente 2-1/2-2 (ejemplar COU2-33, fig. 104-5). En este corte los septos llegan hasta el eje y aún no han aparecido los septos menores (tan siquiera los Km). La simetría de la sección es radial, aunque quizás se marcan ligeramente los huecos alares. La microestructura es de septos continuos, observándose líneas de impurezas correspondientes a fascículos de eje. La muralla externa es también continua con los septos, aunque forma una arqueoteca verdadera. Los microelementos son intermedios aunque más de tendencia lamelar (este punto no puede ser afirmado puesto que no hay lámina ultrafina), sin que se llegue a observar una microestructura microfibrrosa.

De los cortes en la base del cáliz, el de menor diámetro, es el segundo corte del mismo ejemplar anterior, COU2-33 (fig. 104-5b). El diámetro del mismo es de 5 mm y la fórmula septal es de 3-3/4-3. En esta sección ya se han formado todos los caracteres adultos: disposición septal radial, zona axial libre de septos formando un aulos de pequeño diámetro, septos menores contratingentes fundidos prácticamente con los mayores (éstos septos no superan 1/3 de la longitud de los mayores) y septo antípoda algo más largo que los periantípodas. El septo cardinal aún no se ha retirado. La microestructura es idéntica a la del corte anterior, excepto en la zona axial, donde las terminaciones axiales de los septos confluyen y parecen fundirse para formar la cavidad aular.

En el ejemplar COU2-30 (fig. 104-30, lám. XXXIII-4) observamos un corte calicular ya abierto, con 6,5 mm de diámetro y una fórmula 4-4/3-3. Todos los rasgos son similares al corte anterior excepto las siguientes observaciones: la apertura del cáliz rompe la estructura aular por la región antípoda, signo evidente de que el coral desarrolla su zona cardinal en el lado convexo. Al abrirse el aulos queda una estructura típica en estas formas, en la que observamos medio aulos (un aspecto similar también fue descrito para *Rotiphyllum trochophylloides*) enfrenteado a una tríada antípoda ya libre. La microestructura sigue siendo de septos continuos.

En el corte del ejemplar del nivel 14" de la Sierra de la Estrella (fig. 104-7a), el diámetro en la base del cáliz es el mismo, 6,5 mm, con una fórmula septal similar, aunque más irregular, 4-3/4-3, quizás debido a que la sección es un poco oblicua. La principal diferencia de este ejemplar es un menor desarrollo de la cavidad aular y una microestructura más claramente lamelar aunque también de septos continuos.

M-4-2) *Discusión.

Estos tres ejemplares tienen similitudes con las formas descritas para el género *Duplostella*, pero a diferencia de éste son de muy pequeño tamaño, con desarrollo aular y con microestructura de septos continuos.

En mi estancia en el mes de Mayo de 1995 en la Universidad de Tübingen, tuve la oportunidad de observar una amplia colección de ejemplares del Carbonífero Inferior de la Cordillera Cantábrica, que constituye el núcleo de un trabajo realizado por KULLMAN & FEDOROWSKY que aún no ha sido publicado. Entre dicho material son abundantes formas como las que acabamos de describir, tanto microestructural como morfológicamente (formas de esta colección han sido también figuradas en la Tesis doctoral de J. RINKLEFF, aunque en nomenclatura abierta). Los Autores, proponen con este grupo un género nuevo, estudiando su variabilidad mediante dos o tres especies propuestas. Cuando este trabajo sea publicado, nuestro material entrará perfectamente en su definición.

Dado que dichas formas se desarrollan en la Cantábrica en edades más bajas, Tournaisiense Superior-Viseense Inferior, nuestros ejemplares ampliarían su rango estratigráfico hasta el Viseense Superior.

Otras formas posiblemente relacionadas son los ejemplares clasificados como *Syringaxon beruinensis* sp. nov., por POTY, 1981. La única duda de estos ejemplares es que su microestructura no parece ser de septos continuos, aunque a falta de una descripción esta observación tomada de las mismas láminas del trabajo, puede ser errónea. La edad de estos ejemplares es también de Viseense Superior.

En nuestra opinión, este grupo de formas, que parece más abundante en edades más antiguas, está relacionado con los género aulares cercanos a *Cyathaxonia*, como por ejemplo el citado género *Syringaxon* o formas similares al género *Barrandeophyllum*. En todos ellos la microestructura es de septos continuos, la simetría es radial y los septos menores son contratingentes. En *Cyathaxonia*, la región aular se convierte en una zona estereoplásmica compacta que finalmente acaba dando lugar a una columnilla axial independiente.

*** M-5) Gen. et sp. indet. 3**

***M-5-1) *Descripción* (fig. 104-3 y lám. XXXIII-6)**

Un ejemplar, MO4-? encontrado en la muestra de Mogotes 4, en la unidad 6 de la cuenca de los Santos de Maimona. El ejemplar está incluido en la matriz, como el resto de ejemplares de Mogotes 4. La forma es trocoide y subrecta, con un diámetro máximo de 14 mm, cáliz abierto y fósula cardinal profunda en la zona cóncava. La muralla externa es fina y marcadamente ondulada.

El corte más bajo tiene 6,5 mm de diámetro y una fórmula septal de 6-5/4-4. A este diámetro la estructura es casi completamente cerrada, con un septo cardinal extremadamente desarrollado y cavidades alares muy marcadas. Los septos en ambos cuadrantes se disponen pinnadamente y entre ellos algunos alcanzan una longitud mayor (principalmente los alares), aunque sin el desarrollo de ningún patrón en particular. No se observan septos menores. La microestructura consiste en mesoplasmas completamente cerrados y de trazado irregular que se fusionan parcialmente hacia el eje. Los estereoplasmas son muy homogéneos: desde la muralla externa ondulada hasta los septos e incluso los reforzamientos fosulares, la microestructura es lamelar, aunque sin la formación de un sólo diedro. Los microelementos se disponen paralelos a las láminas medias y a la muralla externa. Estos microelementos son lamelas simples de poca anchura (entre 35-50 micras), paralelas tanto a la lámina media como a la superficie externa.

En el corte superior, a 13mm de diámetro y fórmula septal 8-7/5-5, los cambios que se observan conciernen a la apertura propia de la cercanía al cáliz. La fósula cardinal se abre, ensanchándose principalmente en la zona axial. Esta gran fósula cardinal está cruzada en toda su longitud por un septo cardinal que no ha sufrido ninguna disminución. Los cuadrantes, tanto cardinales como antípodas, siguen mostrando el mismo desarrollo que en el corte anterior, con septos pinnados, aunque de trazado irregular, marcando las fósulas alares, estrechas pero bien desarrolladas. Las longitudes de algunos septos, nuevamente los alares, siguen siendo algo mayores, aunque esta característica no es regular. Los septos ya no están fusionados en sus terminaciones. La microestructura es muy parecida a la descrita en el corte anterior. Solamente se observa la aparición en las zonas más externas del estereoplasma, zonas incipientes de filas de elementos intermedios (fibroides).

*** M-5-2) *Discusión*.**-

El ejemplar tiene un patrón morfológico netamente diferenciable de los grupos mayores descritos. Las principales diferencias son la microestructura y el desarrollo de la fósula cardinal. Esta microestructura tan simple, con estereoplasmas lamelares perfectamente paralelos a la superficie externa, es raro en el resto de los conjuntos. Ello va unido al desarrollo de una muralla externa totalmente ondulada.

El desarrollo morfológico, si nos olvidamos por un momento de la fósula cardinal, es típico de un hapsifilido, con un marcado pinnamiento y fósulas notables. Incluso la sección juvenil recuerda en cierto modo a secciones juveniles descritas para *Ufimia cerezoi*, con quien tiene en común el desarrollo de una microestructura totalmente lamelar (aunque sin desarrollo de diedros como aquélla) y alares conspicuos. Sin embargo el aspecto en el cáliz, con un septo cardinal tan desarrollado y ninguna diferenciación en el septo antípoda, hacen incierta esta relación. Nuevos muestreos en este afloramiento quizás podrían darnos más ejemplares similares, y así podríamos investigar su relación. En el caso de que su relación con *Ufimia cerezoi* fuera cierta, incluiríamos esta forma en el género, pero definiendo una nueva especie. Si esta relación no se confirmara, quizás estaríamos ante un género nuevo, ya que no hemos encontrado en la bibliografía formas similares.

***M-7) *Gen. et sp. indet.* 4**

M-7-1) *Descripción (fig. 104-4 y lám. XXXIII-9).-

El material consiste en un ejemplar de pequeño tamaño proveniente del nivel 24 de la Sierra de la Estrella. Una vez más este ejemplar está incluido en la roca. El diámetro de las secciones obtenidas varía entre 4 y 4,3 mm de diámetro, por lo que la forma externa debe ser cilíndrica. La fórmula septal es similar en todos los cortes 2-2/2-2 a 2-3/2-2.

Básicamente la morfología es sencilla: la disposición septal es marcadamente radial; en ella destacan cuatro septos que en el primer corte llegan a estar en contacto en el eje. Hemos interpretado estos septos como el cardinal, los dos alares y el antípoda. Los demás metaseptos son cortos y hay dos en cada cuadrante, menos en el último corte en el que en uno de los cuadrantes aparece un tercer septo (esto ha ayudado a poder reconocer los protoseptos). Entre unos septos y otros se desarrollan tábulas que son incompletas y que no dirigen el crecimiento septal.

La microestructura es lamelar, aunque no llega a observarse un mesoplasma nítido. Los microelementos parecen ser principalmente lamelares, aunque la ausencia de una lámina ultrafina adecuada nos impide precisar.

M-7-2) *Discusión.

El ejemplar descrito parece corresponder bien a algún tipo de policoelido de estructura sencilla. La figuración de este ejemplar sirve para mostrar que también pueden aparecer formas de policoelidos extrañas en el conjunto de nuestros ejemplares, y así ofrecer un dato más que da idea de la complejidad y riqueza de las mismas.

*Capítulo VII)

Esqueletogénesis.-

***A) Introducción general. -**

Tras la exposición de los diferentes grupos taxonómicos considerados, pasamos ahora a valorar las observaciones recogidas. Las hipótesis y explicaciones que podamos proponer basan su validez en el estudio de dos conjuntos fósiles de la misma edad pero situados en cuencas distintas. Las diferencias y similitudes observadas, sirven de modo comparativo para sustentar las citadas hipótesis. No sería igualmente válido sacar conclusiones con el estudio de un sólo conjunto, así como sería más adecuado tener datos similares de poblaciones claramente alejadas (por ejemplo de aquellas asociaciones que en el pasado sirvieron para definir los grandes grupos morfológicos).

***B) Microestructura. -**

Dentro de las ideas que propondremos, existen diferentes niveles de observación. Para organizar bien el conjunto pensamos que es conveniente empezar, siguiendo un criterio construccional, por exponer en primer lugar las hipótesis desde los niveles elementales, hasta llegar de un modo gradual al resultado macroscópico de la biocristalización que es la morfología y la variabilidad de la morfología en el conjunto de una asociación.

En la observación microestructural deben tenerse en cuenta las siguientes cuestiones básicas:

-Los mecanismos de secreción no tienen porqué ser los mismos en cada jerarquía de observación, por tanto dichas jerarquías deben ser establecidas cuidadosamente en cada estudio; un buen ejemplo de ello lo constituye la comparación entre la gran complejidad microestructural de muchos CRSSD, muy simples morfológicamente, con la escasa complejidad microestructural de muchas formas disipimentadas de morfología compleja.

-La secreción, como cualquier fenómeno de depósito, sedimentación o crecimiento, está invariablemente sujeto a cierto número de fenómenos. Entre ellos los más destacables son la producción de discontinuidades y superficies discordantes, el desarrollo de diferentes mecanismos y ritmos de acreción que diferenciarán zonas de estructuración diferente y la posibilidad de roturas anómalas de la zonación genéticamente normal (patologías etc)¹.

-Una vez entendidas las jerarquías esqueletogénicas de un taxón, es necesario no olvidar que los elementos a describir son estructuras tridimensionales, que normalmente tenemos que reconstruir con la imaginación ya que están inmersas en un tipo u otro de matriz (otras capas esqueléticas que las envuelven, cementos o matriz sedimentaria) y que dichas estructuras tridimensionales están sujetas a todas las variaciones del crecimiento (ontogenia/ambiente).

Estos tres grupos de observaciones nos llevan a concebir la esqueletogénesis como un proceso orgánico y arquitectural, del que podemos obtener la definición de los caracteres y las regularidades observables en éstos. Por ultimo, un estudio poblacional y tafonómico nos dará el

¹ A este respecto es de reseñar que entre los cnidarios no se conocen casos en los que la propia ontogenia de los individuos marque discontinuidades por reabsorción de tejidos, fenómeno habitual en otros grandes grupos de organización básica más compleja (por ejemplo braquiópodos).

valor y la transcendencia de los rasgos diferenciados.

***C) Conceptos básicos a nivel microestructural.-**

Son los que siguen:

- a) Equivalencia óptica entre los diferentes elementos considerados (gránulos-lamelas-fibras). Todos los elementos producidos por el tejido secretor de los corales paleozoicos, tienen unas mismas propiedades ópticas que implican idénticas direcciones de secreción.
- b) Existencia de elementos de morfología intermedia entre los tres principales tipos descritos. Así existen filas de gránulos precursoras de fibras "á bosselures", gránulos casi lamelares, lamelas más recurvadas y alargadas, casi fibrosas, fibras cada vez más cortas que acaban dando paso a lamelas, etc...; y todas estas transiciones verificándose a diferentes tamaños.
- c) Aparición de determinados tipos microestructurales en determinadas situaciones de secreción. Por ejemplo **mesoplasma** y **estereoplasma**.
- d) Existencia de contactos entre diferentes regiones de secreción. Dichos contactos, que pueden ser concordantes o discordantes, definen la autonomía de los diferentes elementos morfológicos y dentro de los mismos, las diferentes regiones de secreción, dando lugar a la definición de jerarquías organizativas.
- e) Incompatibilidad entre lamelas y líneas de crecimiento. La misma naturaleza prefibrosa de las lamelas impide la formación de regiones de crecimiento solidario (líneas de C.), sólo verificable en zonas donde los elementos tienen un desarrollo longitudinal apreciable.

La equivalencia óptica entre fibras y lamelas implicaría que las lamelas no son necesariamente el producto de una secreción "oblicua", o en cualquier caso de una secreción a nivel elemental diferente de la secreción fibrosa. La pregunta que entonces cabe hacerse es porqué razón la lamela no sigue creciendo en longitud hasta formar una fibra.

Es en este punto en donde nosotros pensamos que sí existe oblicuidad. Queremos decir que la "célula" del tejido secretor que dio lugar a una lamela en concreto, cambia de posición de una manera no ortogonal. Así, si en el crecimiento fibroso la retirada del entramado orgánico es solidaria respecto a la superficie secretada, en el tejido lamelar, dicha retirada es de tal modo que las posiciones de las células secretoras no sólo sufren traslación sino también giro.

Esta particularidad es la responsable de un crecimiento heterogéneo cuya dirección de avance podría ser comparada con una cremallera. Una particularidad de dicha superficie sería su progresivo crecimiento, es decir, que el tejido esquelético engrosaría a partir de un tejido secretor que también iría aumentando de tamaño (estas ideas que hemos adelantado aquí serán detalladas en los siguientes apartados).

***D) Últimas tendencias respecto a las hipótesis de biocristalización.-**

En el capítulo sobre la justificación de la microestructura (capítulo IV) hablamos del modelo de biocristalización que actualmente funciona de paradigma para todas las investigaciones sobre esqueletogénesis (ver fig. 10-A). Como decíamos, este modelo, primeramente formulado por BRIAN & HILL (1941) basándose en las antiguas ideas de KOCH (1882), definía de un modo tajante la biocristalización como un proceso extra-celular, aunque íntimamente relacionado con el ectodermo secretor por medio de una interfase en donde se verificaría la formación cristalina, más una mineralización de tipo esferulítico, que una

biocristalización cuyo resultado final estuviera íntimamente controlado por sustancias orgánicas.

Esta idea fue refrendada por las observaciones directas realizadas en los experimentos de GOREAU (1959). Posteriormente este modelo fue recogiendo gradualmente la importancia de la citada interfase, llamada capa mucopolisacárida (SORAUF, 1972), en donde se verificarían las reacciones que facilitan la precipitación carbonatada.

Uno de los principios más notables de este modelo lo constituye la necesidad de un crecimiento cristalino ortogonal al tejido secretor. Este punto de vista ha sido rígidamente mantenido y es considerado actualmente por algunos autores (SORAUF, 1993) como motivo suficiente para considerar como improbable una naturaleza original para elementos lamelares, que según él, de ser biogénicos, sólo habrían podido producirse oblicuamente al tejido.

Un trabajo reciente (CUIF, DAUPHIN & GAUTRET, 1997), afirma la posibilidad de una secreción oblicua para muchas texturas observables en escleractinios actuales. De los ejemplos presentados para argumentar la oblicuidad, el más llamativo es la descripción de las esclerodermitas sinuosas observables alrededor de los procesos espinosos del género actual *Acropora* (CUIF et al., 1997, Lám. I, fig. 2, 3 y 4). Dichos elementos conforman dominios alargados y sinuosos constituidos internamente por haces de fibras que no son perpendiculares a la dirección de avance de la esclerodermita.

Esta organización sería en cierto modo similar al tejido fibroso de un braquiópodo (cada esclerodermita es parecida a una "fibra" de braquiópodo) y parece tener un control por parte de una matriz orgánica previa, bastante alto (dicha matriz dirigiría la formación del dominio global de la esclerodermita sinuosa).

Figura 105.- Esqueletogénesis.

1.- Esquema que reconstruye la dinámica de la secreción esquelética en braquiópodos terebratulidos propuesta por MACKINNON & WILLIAMS (1974). Observamos que la diferencia esencial entre la capa secundaria (fibrosa) y la terciaria (prismática) se refiere principalmente a la dirección de la acreción. Durante el periodo de secreción de la capa primaria, la célula secretora debe sufrir una maduración a la par que un cambio de posición respecto al eje generativo. La célula comienza a segregar una fibra de la capa secundaria cuando está capacitada para formar una vaina proteínica determinada. Este momento marca la madurez secretora de la célula que está preparada para segregar estructuralmente. Cuando la célula ha revestido una porción de superficie determinada, comienza su tercera fase de actividad, en realidad similar a la anterior, sólo que como ya no reviste una superficie, entonces segrega estáticamente, produciendo un elemento prismático que da mayor grosor y consistencia a la forma dibujada por el tejido fibroso.

2 y 3.- Fotografías de MEB tomadas del mismo trabajo en donde podemos observar las relaciones entre el tejido fibroso y el prismático y las grandes diferencias de ambos con la capa primaria.

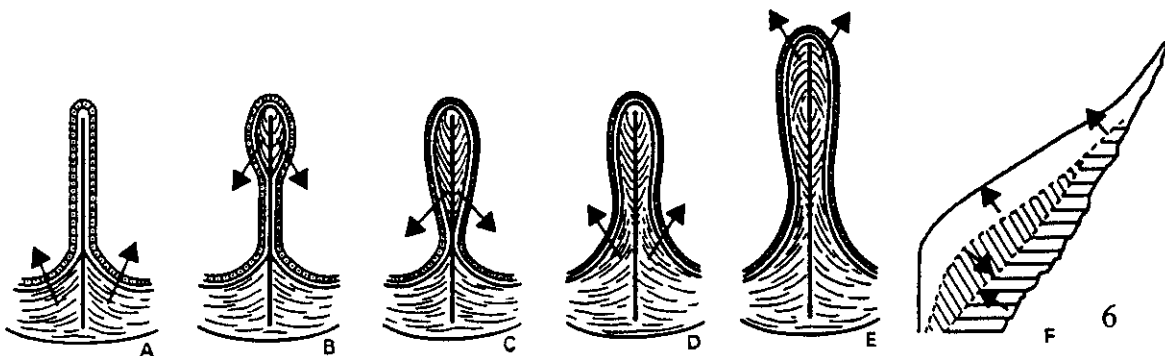
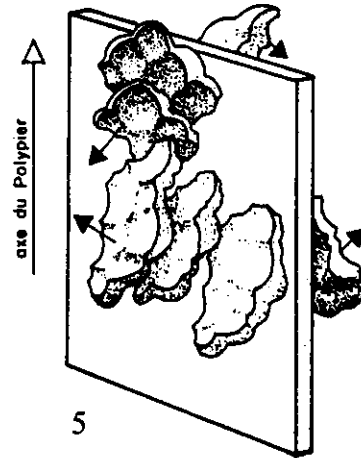
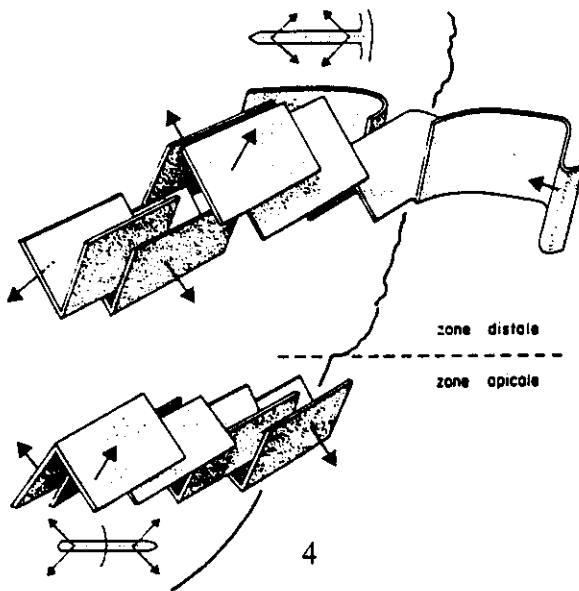
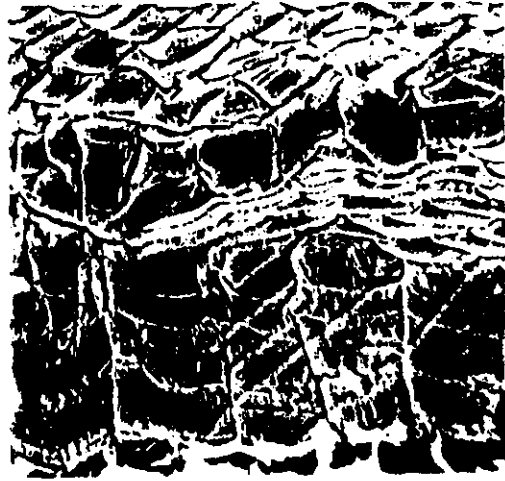
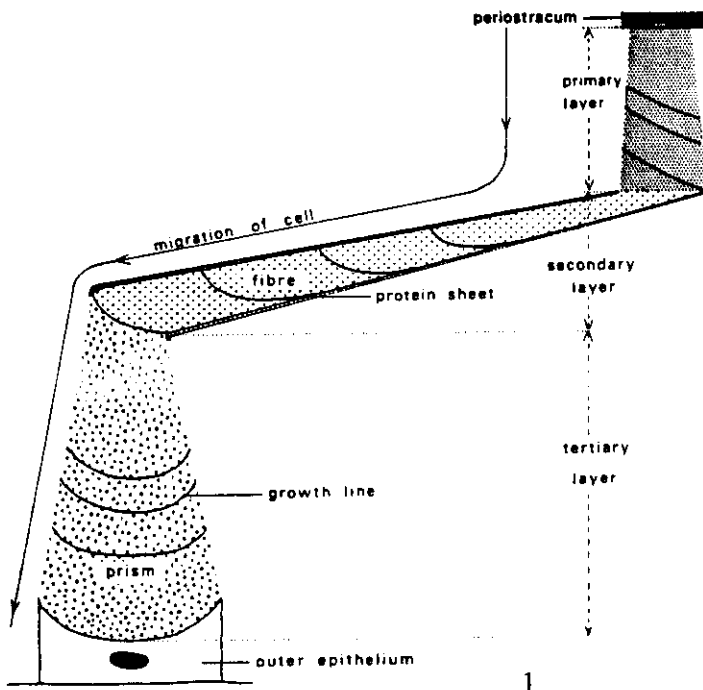
4, 5 y 6.- Esquemas tomados directamente de PLUSQUELLEC (1980) en donde se reconstruye la esqueletogénesis de *Adradusia*.

En 4 observamos que el autor ha representado los diedros como planos que marcan la dirección general de secreción en las distintas zonas del coral. En la parte inferior o costoseptal, donde no hay muralla externa se observan dos sistemas de diedros, uno externo normal vergente hacia la zona exterior sin epiteca y otro inverso, vergente hacia el cáliz. En la mitad superior, donde ya hay epiteca se invierten las direcciones de los diedros y se suma el diedro lateral producido en la muralla.

En 5 se representan lamelas con orientaciones de diedro diferentes y cómo podrían ser éstas ensambladas unas con otras, gracias a su multiconcavidad.

En 6 observamos una secuencia de formación en un región con muralla. Este esquema explica los diedros y la existencia de discordancias entre sistemas de lamelas. Un detalle muy interesante es que el autor concibe una fase de LMN sin tejido lateral asociado (figura A).

En 6F el autor representa las fases de acreción vertical de *Adradusia*, según la diferente dirección de acreción de los diedros.



Las fibras de los braquiópodos no tienen crecimiento prismático, es decir que la acreción sincrónica del carbonato no es perpendicular a una superficie, y por tanto no conforman líneas de crecimiento solidarias (ver fig. 101-1). Por lo tanto su naturaleza no coincide con lo que en corales se entiende normalmente por fibra (CUIF, et al., 1977, llaman a sus elementos "esclerodermas", nunca fibras).

Por otro lado los trabajos microestructurales sobre braquiópodos, muy detallados y profundos desde un punto de vista morfológico y funcional, no suelen registrar las propiedades ópticas de los elementos descritos, que son siempre caracterizados al M.E.B. A este respecto, caben ciertas excepciones (HOBBS & CLOUD, en CLOUD, 1942, pg. 24, o MACKINNON & WILLIAMS, 1974, pg. 179), aunque los argumentos y descripciones no están respaldados por ilustraciones de microscopio óptico que sean de calidad. En los citados trabajos se llega a la conclusión de que los ejes ópticos de la calcita que crece en el extremo de las fibras tienen cierta oblicuidad respecto al eje mayor de la fibra (se habla de un ángulo aproximado de 25°) que más o menos coincide con una dirección perpendicular a la superficie curva de secreción que se observa en dicha región.

Por nuestra parte, podemos aportar las siguientes observaciones, tomadas de fragmentos de braquiópodos incluidos en nuestras preparaciones ultrafinas realizadas para corales:

-El interior de cada fibra es homogéneo ópticamente (se extingue por igual en toda su extensión).

-Los ejes "c", entendidos como zonas de máxima extinción y birrefringencia, del material carbonatado interno de cada fibra están normalmente a más de 25° (incluso a más de 45°) de la dirección de avance de la fibra, como demuestra el tipo de secciones que podemos observar en dichos cortes, en los que las fibras muestran contornos alargados, aunque algo menos alargados que en un corte longitudinal puro (la morfología del corte de las fibras que observaríamos entre 25° y 45° tiene que ser por fuerza la típica del mosaico, es decir, la típica de un corte transversal).

El primer punto contrasta con la composición interna fibrosa de las esclerodermas sinuosas de *Acropora*, (aunque sería necesario un estudio cuidadoso mediante LU, de las fibras de braquiópodos actuales). La homogeneidad óptica del interior de la fibra podría deberse a las condiciones en el interior del gel creado en la vaina proteínica segregada por cada célula. El crecimiento de la calcita en dicho gel no sigue la morfología de ningún elemento orgánico alargado de las células, como son los "microvilli" responsables del aspecto microfibroso de la capa primaria (WILLIAMS, 1968b). En su lugar el aspecto interno de una fibra es totalmente homogéneo, debido quizás a dos factores, por un lado a que los elementos serían de muy pequeño tamaño como para ser observados y por otro lado debido a su amalgamamiento (MACKINNON & WILLIAMS, 1974).

La segunda observación, es en cierto modo coincidente con las observaciones de otros autores, y nos dice que la dirección de crecimiento de la fibra es oblicuo, e incluso perpendicular a la dirección de crecimiento del carbonato. Esto implica que la calcita no nuclea en el eje de avance, sino en el espacio curvo que se forma hacia atrás en el perfil longitudinal de cada fibra (esto sucede directamente sobre la capa primaria, ver WILLIAMS, 1968a). Este tipo de crecimiento es en realidad falsamente oblicuo a nivel microelemental, ya que como demuestra la óptica de la calcita, y la distribución de sus microlíneas de crecimiento (MACKINNON & WILLIAMS, 1974; GASPARD, 1990), la fase mineral sigue disponiendo su eje "c" perpendicular al tejido secretor, siendo el tejido secretor el que, debido a su curvatura y su dirección de avance, condiciona esa aparente oblicuidad.

En este sentido puede ser de ayuda considerar la dirección de crecimiento de la capa terciaria (prismática, típica en espiriferidos por ejemplo), que se dispone oblicuamente a la

dirección de avance de la fibra, pero según la misma dirección óptica que los cristales de la citada fibra (ver GASPARD, 1990), lo cual corroboraría la idea de que sólo la dirección de avance de la capa secundaria es realmente oblicuo, mientras que la acreción calcítica sigue teniendo una dirección normal a la superficie de secreción (ver fig. 105-1, 2 y 3).

Las "fibras" o esclerodermas, de la capa secundaria de los braquiópodos, deben su morfología a un control orgánico importante (están enfundadas en una vaina orgánica). Una fibra de este tipo puede ser descrita también como una empalizada calcítica de desarrollo lateral, controlada por una sola célula (de ahí su naturaleza monocristalina).

Si esto es lo que sucede con las esclerodermas de *Acropora*, sería un caso peculiar de control orgánico del crecimiento, nunca observado antes en corales, sin embargo esto no implica una secreción oblicua de los cristales básicos del esqueleto de *Acropora*, si no una acreción lateral de la empalizada calcítica producida por una sola unidad de secreción.

Por todo lo expuesto es obvio que a nuestro entender la utilización del criterio de oblicuidad respecto a la secreción del carbonato puede llevar a confusión si no se tiene cuidado con la escala de observación, como puede ser entendido en el caso de las esclerodermas (dichos elementos serían más bien, dominios de secreción, no unidades elementales). Así mismo, nosotros postularemos cierta oblicuidad en la secreción para explicar la morfología lamelar, aunque dicha oblicuidad es considerada diferente a la observada en los citados casos.

Un cambio que podría considerarse más profundo dentro del modelo de GOREAU, consiste en la propuesta recogida en CUIF, et al (1997) sobre la naturaleza intracelular de los gérmenes cristalinos que servirían de nucleación al resto del tejido fibroso. Esta posibilidad explica según el autor los altos contenidos en materia orgánica en los centros de nucleación, así como el escaso tamaño de los gérmenes granulares y su menor resistencia a la disolución de cualquier tipo.

Así, por un lado, estos gérmenes de origen intracelular se contraponen al modelo, precisamente en ser intracelulares. Por otro lado, la dependencia de un precursor orgánico que controla la biocristalización (caso de las esclerodermas), abre el abanico de posibilidades respecto a los posibles mecanismos de crecimiento esquelético, incluyendo ciertos tipos de oblicuidad a nivel supracelular.

Ambas cuestiones suponen un enriquecimiento sustancial del modelo y permiten una mayor apertura en la concepción de posibles explicaciones para solucionar la arquitectura original de las texturas fósiles que nos atañen.

Otros muchos asuntos de interés que quedan por investigar dentro de la esquelotogénesis de corales actuales son los que siguen:

- ¿Cuál es la relación cuantitativa entre células secretoras y microelementos?.
- ¿Hay diferentes tipos de células secretoras?.
- ¿Hay regiones secretoras diferentes?.
- ¿Cómo se verifica el crecimiento y muerte celular dentro del tejido secretor y cómo afecta esto a los ritmos de secreción?.
- En el modelo clásico, la secreción se centra en una región especial llamada "edge zone". ¿Es esto compatible con todas las observaciones realizadas? ¿podría concebirse una secreción generalizada sin necesidad de definir zonas de eje? ¿si esto no es así, como serían las zonas de eje en corales paleozoicos?
- ¿Qué sentido, desde el punto de vista del tejido blando, tiene el aumento de tamaño de los microelementos, desde la zona de nucleación hacia los bordes estructurales?
- Si es posible la secreción intracelular en las zonas de nucleación ¿es posible postularla en la secreción de elementos de mayor tamaño?.
- Si puede llegar a ser tan importante el control del crecimiento cristalino por parte de un entramado orgánico previo ¿hasta qué punto podríamos considerar que el nivel celular y el microelemental tienen una vinculación directa?.

***E) Modelo.-**

***E-1) Introducción.-**

La redacción previa de las descripciones taxonómicas, la investigación sobre la naturaleza original de las texturas paleozoicas, las indagaciones bibliográficas sobre lo que otros autores han aportado sobre el fenómeno de la biocrystalización, todo esto nos ha llevado poco a poco a ir ideando un posible marco teórico para explicar lo que observamos en los fósiles.

Hasta ahora los microelementos han sido diferenciados simplemente por su morfología (ver capítulo V). Ahora intentaremos agruparlos por su relación con un hipotético entramado orgánico, dentro de un entorno morfogenético concreto.

A primera vista, una de las principales diferencias entre corales actuales y corales paleozoicos consiste en que en los primeros se observan varios tipos de microelementos (gránulos, lamelas, tridentes, diferentes tipos de fibras, elementos hialinos) mientras que en corales escleractinios este polimorfismo se reduce considerablemente (¿gránulos?, fibras).

Dado que ambos grupos tienen mineralogía diferente (calcita y aragonito respectivamente), quizás la distinción, al menos en parte, podría estar condicionada por dicha circunstancia. En cualquier caso el modelo a proponer debe explicar las morfologías cristalinas observadas, así como identificar posibles equivalencias.

En este sentido nos parece más importante encontrar mecanismos generales que den cuenta de todos los tipos observados en conjunto, que proponer únicamente mecanismos aislados para explicar la génesis de los que son aparente más difíciles de entender (por ejemplo lamelas), pues pensamos que las diferencias entre corales paleozoicos y escleractinios es detectable por igual en todos los tipos de microelementos.

***E-2) MICROESCALA (descripción elemental o de primer orden).-**

***E-2-1) Microelementos intracelulares.-**

Los gérmenes cristalinos descritos por CUIF, *et al.* (1997) de los que hablamos en el apartado anterior, serían fases cristalinas producidas únicamente en las regiones de nucleación, o como podríamos decir coloquialmente, los primeros "colonos", sobre los que podrán crecer y apoyarse cristales mayores y diferentes.

Si, como se explica en el modelo de GOREAU para escleractinios (ver SORAU, 1972), las células secretoras de las fibras de aragonito sólo producen sus núcleos y dichos núcleos continúan creciendo extracelularmente en la capa amorfa hasta producir la fibra, ¿qué es lo que diferencia los gérmenes de las fibras?

La respuesta debe ser sencilla: los gérmenes corresponden únicamente a la fase intracelular, sin desarrollo posterior y por tanto sin influencia de un posible entramado orgánico, que es por definición una estructura extracelular.

Los gérmenes cristalinos suman dos rasgos que sustentan su apariencia en lámina delgada convencional como líneas negras y compactas. Por un lado se supone que un mayor contenido en materia orgánica quizás por ser intracelulares. Por otro lado su pequeño tamaño y un gran desarrollo de contornos netos, como corresponde a fases cristalográficas segregadas separadamente.

La concentración de materia orgánica y el pequeño tamaño cristalino se observa también en los distintos tipos de fascículos de eje, por tanto consideramos que el principal causante del aspecto de las LMN es, más bien, el apilamiento de contactos netos, típico en la microestructura microgranular (esta microestructura aparece en muchos organismos, desde arqueociatos hasta

determinadas regiones de cáscaras de huevo -los "mamillary cors"-). Como describíamos en el capítulo de nomenclatura, se observa que las fases cristalográficas, (entendidas como unidades de extinción), en zonas granulares son parcialmente independientes de los contactos netos, lo que corrobora nuestra interpretación (ver lám. XIV-C). En este sentido podrían existir diferencias con el tejido desarrollado en las LMN de los escleractinios, ya que aunque CUIF *et al.* (1997) hablan de su presencia, sus contornos no son tan evidentes, coincidiendo además con la gran susceptibilidad a la disolución que se les supone (RITTEL & STANLEY, 1993), circunstancia menos común en corales paleozoicos.

Si consideramos los dos tipos principales de zonas de eje en corales paleozoicos, es decir las zonas abiertas, formadas por diferentes tipos de fascículos, o las cerradas, formadas principalmente por gránulos asociados a zonas de sutura, podríamos fácilmente correlacionar los gérmenes con los elementos de las LMN.

La pregunta importante a este nivel consiste en intentar averiguar la diferencia genética entre zonas cerradas y zonas abiertas, o lo que nos parece lo mismo:

- ¿Cómo y porqué se produce la nucleación por gérmenes cristalinos?
- ¿Qué circunstancias biomecánicas comporta?
- ¿Existe realmente dicho mecanismo en el crecimiento de tipo abierto o continuo?

*** E-2-2) *Microelementos extracelulares.***

Siguiendo el hilo del apartado anterior, el siguiente gran grupo de elementos es el de aquellos considerados extracelulares. Según el esquema propuesto en el capítulo de nomenclatura distinguiremos cuatro grandes grupos de microelementos: fibras de mesoplasma, elementos hialinos, elementos lamelares y fibras de estereoplasma. Esta secuencia tiene de por sí un significado genético, en el sentido de que refleja a *grosso modo* el orden en el que están dispuestos las diferentes tipologías desde el eje de las estructuras hasta sus bordes externos.

2-2-1) *Fibras de mesoplasma.

Sus características principales son su pequeño tamaño (con una dimensión predominante ó unidimensionales en nomenclatura de WENDT, 1990), bordes interpenetrados (*á bosselures*) y ausencia de contactos netos con los cristales adyacentes, de modo que siempre forman parte de dominios cristalinos con extinción ondulante y un aspecto general aterciopelado.

En algunos casos se puede observar un posible carácter intermedio con elementos granulares (filas de gránulos, fig. 13-G y H) o incluso pasar gradualmente a lamelas "suaves", en su desarrollo lateral (fig. 13-C).

Este tipo de fibras se observa principalmente en el eje de las estructuras simétricas (septos y elementos septales en general) y correspondería a situaciones de secreción continua y vertical en regiones pequeñas donde no se forman gérmenes granulares.

Es corriente observar en lámina convencional que este tipo de elementos van asociados a una gran concentración de impurezas (líneas de sombra) que remarkan el contorno de las unidades fasciculares directamente relacionadas con el eje, diferenciando éstas de otras regiones fibrosas adyacentes.

Estos elementos fibrosos organizados fascicularmente, dada su relación con impurezas, podrían representar un tipo de tejido en cierto modo similar a los gérmenes intracelulares del apartado anterior. En este caso sin embargo los microelementos están organizados en fascículos y desarrollan un crecimiento continuo y alargado. Estas características los convierten quizás en elementos intermedios, en cierto modo intra y extracelulares.

Salvando las distancias y siempre desde un punto de vista construccional, estos elementos

podrían compararse con la microestructura microfibrosa de la capa primaria de los braquiópodos, en donde también los elementos tienen pequeño tamaño y desarrollo unidimensional, correspondiendo a un tejido formado durante el giro que transforma las células en el borde del manto (secretoras del *periostracum*) en células secretoras maduras (productoras de la vaina protéica que dará lugar a las fibras de la capa secundaria y los prismas de la terciaria).

La principal diferencia biodinámica es que en corales la situación siempre corresponde a zonas de eje o acrección vertical, nunca lateral o de empalizada. Pensamos que el parecido con la capa primaria en braquiópodos se limita quizás a que en ambos casos nos encontramos ante zonas de tejido secretor inmaduro, precursor de un tejido secretor más estable.

**2-2-2) Elementos hialinos.-*

Aunque este tipo de elementos no han sido observados en nuestros CRSSD, han sido descritos intensamente en la literatura, referidos principalmente a regiones de eje entre murallas compartidas de formas coloniales (ver discusión en capítulo de Nomenclatura o más adelante).

En general corresponden a elementos situados en zonas de eje y en este sentido son comparables a las fibras de mesoplasma, sin embargo los ejes ocupados por los elementos hialinos no corresponden a zonas con una verdadera simetría.

Estos elementos son de gran tamaño comparados con las fibras de mesoplasma y no muestran en general patrones de extinción ondulante, aunque al igual que aquéllas, sí aparecen relacionadas con acumulaciones de impurezas.

Nuestra interpretación es que quizás estos elementos pertenezcan a zonas sin un patrón de secreción calcítica en concreto, quizás incluso en principio ocupadas por tejido conectivo que induce su formación de un modo pasivo.

**2-2-3) Lamelas.-*

La lamela, vista en corte longitudinal, tiene las mismas propiedades ópticas que una fibra de estereoplasma. En apartados anteriores hemos llegado a decir incluso que la lamela puede ser considerada como la base de una fibra. Esto se visualiza a la perfección cuando tomamos en consideración elementos intermedios (por ejemplo, tridentes, fig. 13-D).

Todo ello nos indica que las condiciones de persistencia del tejido secretor en una misma posición, necesarias para la secreción de elementos con desarrollo en longitud (fibras), no llega a conseguirse.

La explicación que proponemos, es que la unidad secretora que da lugar a la lamela, cambia de posición de forma no ortogonal. Las expansiones y concavidades que marcan la cara distal de las lamelas, corresponderían en realidad al inicio de una acrección fibrosa que queda abortada.

La unidad secretora se desplaza y el nuevo cristal comienza a crecer con una orientación diferente (por tanto una extinción diferente). Esta situación se ve propiciada por la misma morfología lamelar previa, que en el más común de los casos muestra varias concavidades con orientaciones diferentes. Esta base con multiconcavidad posibilita que el tejido secretor pueda cambiar de dirección con facilidad.

En unas condiciones de secreción como las que acabamos de presentar es lógico que no lleguen a desarrollarse líneas de crecimiento entre elementos adyacentes, ya que su secreción, al contrario que en el caso de las empalizadas, es independiente.

La cuestión de la génesis de las lamelas se complica un tanto cuando consideramos la gran cantidad de morfologías que han sido descritas dentro de este tipo de elementos (ver capítulo V). Por ejemplo, la dualidad "microlamela-lamela ondulosa" descrita tantas veces para

corales tabulados parece menos evidente para rugosos.

Si tuviéramos que buscar una equivalencia, quizás podríamos decir que el tejido lamelar que tiende a formar diedros o regiones lamelares con escaso ordenamiento, corresponden a tejido preferentemente lamelar ondulado, mientras que muchas otras regiones donde predominan las formas intermedias y los pasos graduales a fibras, equivaldrían más bien a tejido microlamelar.

La imposibilidad de hacer una correlación exacta se debe a que en los corales rugosos estudiados las regiones que podríamos llamar microlamelares, además de su carácter claramente gradual, sólo muestran diferencias de forma que no tienen porque afectar al tamaño de los microelementos y por tanto deja de tener sentido el prefijo "micro".

Para nosotros, tiene más significado hablar de tejido lamelar y de tejido intermedio, siempre considerando que además no existe una división clara entre ambos (ver fig. 13-F).

Esta gradualidad no sólo se observa entre lamelas y fibras de estereoplasma, si no que también es corriente observarla entre fibras de mesoplasma y lamelas. En esta gradualidad es donde cobra mayor significado el tipo de lamelas que hemos denominado "suaves" y que se desarrollan como continuación lateral de las regiones fibrosas en el eje.

La relación de los elementos lamelares con un entramado orgánico debe ser considerada similar a la relación de las empalizadas prismáticas con su entramado, aunque en el caso de las lamelas, la ausencia de un crecimiento solidario siempre significará que el entramado ha de ser necesariamente menos determinante y regular.

Así, aunque consideremos que, al igual que sucede con la capa secundaria de los braquiópodos, el movimiento del tejido secretor lamelar es oblicuo, su control orgánico es claramente diferente. En braquiópodos una misma célula produce una sólo fibra, encapsulada en su vaina proteínica, mientras que en corales paleozoicos, una misma célula o unidad secretora produciría en cada paso un nuevo cristal que en sí mismo no evoluciona lateralmente.

Una vez más, al igual que en el caso de las fibras de mesoplasma y la capa primaria, la semejanza entre la capa secundaria y el tejido lamelar es puramente dinámica, en el sentido de que ambos tejidos convergen funcional y dinámicamente, divergiendo netamente en su relación con el tejido blando.

Las ventajas constructivas del tejido fibroso en la capa secundaria de los braquiópodos son evidentes: este modo de construir posibilita una gran plasticidad dado que las unidades de secreción se mueven lateralmente pudiendo cubrir y formar elementos esqueléticos de morfología compleja y por otro lado la imbricación de los elementos da una gran resistencia a la concha. En corales paleozoicos las ventajas de la secreción lamelar podrían considerarse similares. La principal desventaja de este tipo de crecimiento es que quizás implicaría una acreción vertical más lenta frente al desarrollo de empalizadas fibrosas o tejido trabecular.

Como expondremos más adelante con detalle, la acreción lateral puede tener varios matices o dinámicas diferentes, que en nuestra opinión son la causa de las diferencias morfológicas entre unas lamelas y otras. Estos matices pueden ser postulados desde un punto de vista puramente teórico, considerando dos factores principales, por un lado la dirección general de acreción (o lo que es lo mismo: cómo se mueve el tejido lateral respecto al eje) y por otro lado la velocidad de la acreción.

**2-2-4) Fibras de estereoplasma.-*

La fibra de estereoplasma, por su morfología longitudinal, implica una mayor estabilidad en las condiciones de secreción y por tanto la posibilidad de un entramado orgánico más estructurado.

Las diferentes posibilidades del tejido fibroso, desde empalizadas indiferenciadas, hasta

desarrollo de trabéculas, indicarían que dicho entramado puede alcanzar diferentes estados de organización, incluso durante la misma ontogenia del ejemplar.

Las fibras de estereoplasma se asemejan a los "prismas" de la capa terciaria de los braquiópodos en que en ambos casos estamos ante fases cristalinas segregadas en posiciones estables (ver fig. 105-1, 2 y 3). En concreto la formación de la citada capa terciaria de los braquiópodos se verifica cuando la célula que segregaba una fibra del tejido secundario cesa en su movimiento lateral² (MACKINNON & WILLIAMS, 1974,).

El crecimiento en tales regiones de acreción longitudinal solidaria, están regidos por las leyes de la competición cristalina típica de las empalizadas fibrosas, lo que explicaría el crecimiento agradable muchas veces, de las fibras desde el comienzo hasta el final de la empalizada (concepto de texturación). Dicha competición cristalina propia de la acreción vertical sincrónica en toda una superficie dada, queda evidenciada por una típica distribución de la materia orgánica dentro de la empalizada (líneas de crecimiento).

Sin embargo cada empalizada es diferente. Así las empalizadas que surgen como continuación de elementos previos de mayor tamaño (como por ejemplo las empalizadas surgidas a partir de tejido lamelar en nuestros ejemplares o las empalizadas de la capa terciaria de los braquiópodos, que parten directamente de las fibras de la capa secundaria) tienen un desarrollo textural más limitado que da como resultado una mayor homogeneidad y un menor desarrollo agradable, así como grandes tamaños cristalinos. Las empalizadas que sin embargo surgen desde una superficie con elementos menores (gránulos de una LMN por ejemplo), tienen un desarrollo textural claramente agradable que suele ser diferente de unos caso a otros. En estos tipos de empalizada, que son los más corrientes, es habitual que el entramado orgánico controle de un modo más o menos laxo la forma de las fibras y el ritmo y texturación vertical de las mismas.

Diferencias en la morfología y distribución vertical de estos microelementos parece ser de bastante utilidad para la diferenciación de especies fósiles de aves y dinosaurios mediante el estudio microestructural de las cáscaras fósiles de sus huevos (OTTO KÄLIN, 1997, comunicación personal). En corales paleozoicos, principalmente en el grupo de los Tabulados, el estudio del polimorfismo entre las fibras de los diferentes taxones es un fenómeno descrito en numerosas ocasiones (LAFUSTE, 1986), aunque casi siempre referido a fibras de mesoplasma. La escasez de descripciones, principalmente entre corales rugosos, hace que la trascendencia de estas diferencias aún no puede ser cuantificada.

En el caso de las comparaciones entre fibras de empalizada de corales paleozoicos y escleractinios actuales, quizás las diferencias puedan ser mayores dada la ya aludida diferencia mineralógica, que seguramente condiciona los productos finales, aunque de un modo que de momento no podemos precisar.

Así pues este control orgánico, si bien seguramente menor que en el caso de las fibras de la capa secundaria de los braquiópodos o de las esclerodermas observadas en el género *Acropora*, parece ser importante (lo situaríamos en un punto intermedio entre lamelas y esclerodermas) como para que pueda deducirse de él alguna información taxonómica de importancia, sobre todo si atendemos a sus posibles organizaciones a mayor escala, como veremos en un próximo apartado.

² Las células que segregan las fibras de los braquiópodos no sufren transformaciones bioquímicas o estructurales importantes al comenzar a segregar prismas, lo único importante que realmente sucede, es que el tejido cambia su funcionamiento dinámico (deja de moverse lateralmente, para hacerlo en vertical). Esto apoya la hipótesis de que muchas morfologías cristalinas diferentes, se basan funcionamientos dinámicos distintos de un mismo tejido y no en diferencias bioquímicas o estructurales (estas diferencias dinámicas serían las responsables de la distinción entre tejido lamelar y fibroso).

***E-3) MESOESCALA (2ª orden, dominios de secreción) .-**

A este nivel podríamos definir diferentes tipos de regiones de secreción que parecen observarse en todo tipo de corales, tanto escleractinios como rugosos y tabulados (ver fig. 106-1 a 4):

E-3-1) *Regiones de acreción vertical o de eje.

Es cierto que la dirección de crecimiento y avance en regiones de eje, no tiene por qué ser estrictamente vertical. Dicha verticalidad es relativa y siempre se refiere a la morfología general del cáliz que puede ser más o menos profundo y con estructuras más o menos inclinadas y complejas.

Dicha fase de secreción corresponde con lo que nosotros hemos venido denominando mesoplasma en todas nuestras descripciones y ha sido reconocida también en el crecimiento de escleractinios actuales aunque sin una denominación en concreto (CUIF, et al., 1997).

La principal característica de este tejido es que corresponde a regiones donde las partes blandas forman un ángulo y por tanto su desarrollo debe ser más o menos simétrico, es decir, cupolar o cilíndrico. La simetría será menor en regiones de eje de las murallas compartidas dentro de una colonia, ya que éstas no son estructuras radiales.

En general es en dichas regiones donde podemos imaginar un régimen de secreción más cercano al tipo "edge zone".

Dentro de la acreción vertical típicamente radial distinguiríamos dos tipos, más un tercer tipo en regiones murales principalmente de corales coloniales:

3-1-1) *Acreción vertical de tipo "jet d'au".-

Acreción vertical abierta, sin desarrollo de centros de calcificación. En dichas regiones los gránulos, si se desarrollan, suelen estar organizados en filas o haber dado lugar a fibras interpenetradas (á bosselures).

La estructura interna de estos mesoplasmas puede ser bastante compleja, aunque en la zona axial propiamente dicha, se desarrollan fascículos de eje remarcados en general por líneas de sombra. Lateralmente a la zona de fascículos de eje pueden desarrollarse sin ningún tipo de discontinuidad regiones de elementos (lamelares, fibrosos) que completan este dominio.

El mesoplasma abierto puede tener mayor o menor grosor (puede llegar a alcanzar todo el espesor septal), ser más o menos continuo y también más o menos complejo internamente. Además sus bordes pueden mostrar morfologías variables, desde bordes lisos, hasta bordes irregulares e incluso aserrados. En regiones caliculares dicha fase puede aparecer al desnudo, sin recubrimientos posteriores, desarrollando también todas las citadas morfologías y demostrando que las mismas son biogénicas.

En especies con desarrollo muy marcado de septos continuos, como en nuestros ejemplares de *Cyathaxonia cornu*, se observa en cada septo una única fase de jet d'au fibroso y homogéneo en el que no se observan contactos suturados con fases más externas.

Sin embargo en *Cyathaxonia rushiana*, también de septos continuos predominantes, sí podemos encontrar una diferenciación interna en la morfología de los elementos dentro de estos jet d'au (este fenómeno parece más evidente en taxones de tamaño relativo mayor y con septos más anchos), principalmente en lo que se refiere a la naturaleza fibrosa de los fascículos de eje en las regiones más axiales y el desarrollo lamelar (lamelas "suaves") de las zonas adyacentes.

Imaginamos estos mesoplasmas como dominios cuya sección longitudinal sería similar a un arco de medio punto nunca demasiado abrupto y su sección en planta claramente más variable, desde vermicular hasta aserrada.

*3-1-2) *Acreción vertical cerrada.*-

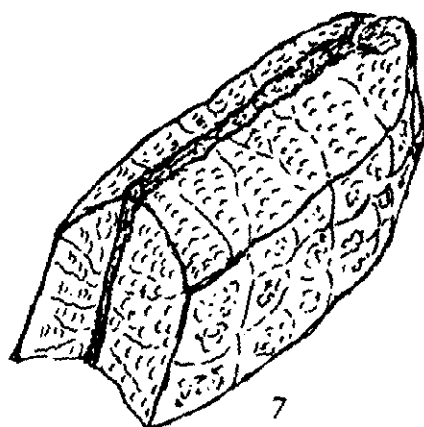
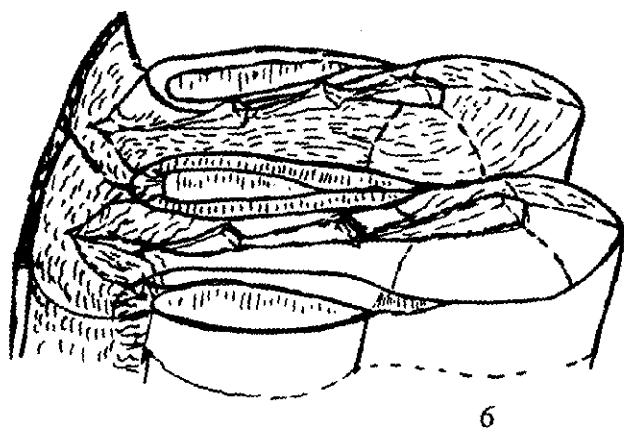
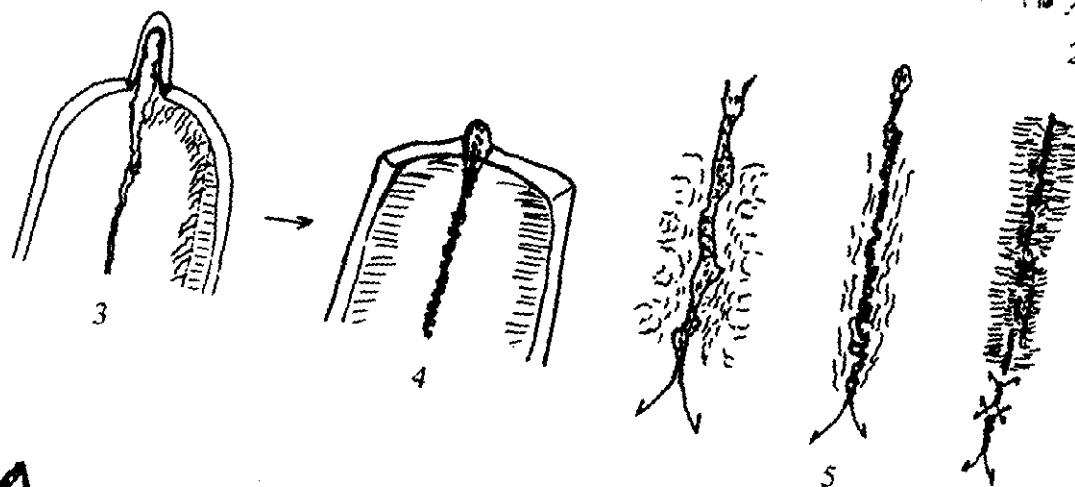
En nuestra opinión la génesis de este segundo tipo de regiones de acreción vertical corresponden al cierre de la región mesoplásmica abierta del tipo anterior. De este modo los límites laterales (suturas) entre el mesoplasma abierto y el estereoplasma se van acercando hasta superponerse en una región muy estrecha, la LMN. En dicha región comienza a verificarse la formación de tejido granular que puede localmente coexistir con regiones mesoplásmicas abiertas. Cuando el régimen cerrado alcanza su mayor desarrollo es cuando las regiones granulares se establecen con regularidad y comienzan a diversificarse. El caso extremo de dicha diversificación es la trabeculización, que puede llegar a ser muy compleja y que de un modo diferente, puede volver a conquistar un mayor desarrollo en anchura como el descrito por CUIF, *et al.* (1977), separado por contactos netos de las fases de revestimiento o engrosamiento posteriores.

*3-1-3) *Acreción vertical no radial (regiones murales).*-

En regiones murales compartidas de formas coloniales podemos observar acreción vertical cerrada (Lámina media granular) o varios tipos de acreción vertical abierta. En corales Tabulados existe una extensa nomenclatura para describir los elementos asimétricos que aparecen en las láminas medias semiabiertas que suelen ser de carácter hialino (ver "granules allongués" en LAFUSTE & PLUSQUELLEC, 1986a, "plaquettes" en LAFUSTE & TOURNEUR, 1987, "stelloïdes hyalines" en LAFUSTE & TOURNEUR, 1988, "longs éléments hyalins" en LAFUSTE & TOURNEUR, 1990, "baguettes" en LAFUSTE & TOURNEUR, 1991b o "varillas" en LAFUSTE, FERNÁNDEZ & TOURNEUR, 1992). Este tipo de elementos asimétricos han sido observados por nosotros en las murallas compartidas de formas coloniales cerioides del coral rugoso *Lithostrotion* del que hemos realizado LU y como en el caso de las láminas medias de corales tabulados (ver cualquiera de las descripciones de las citas anteriores), se observan impurezas similares a las de los fascículos de eje (aunque su estructura interna sea totalmente diferente).

Figura 106.- Esqueletogénesis.

- 1.- Esquema teórico de cómo sería la superficie de acreción vertical en un septo continuo. Obsérvese la protuberancia axial origen de los fascículos de eje.
- 2.- Mismo esquema representando esta vez un septo con mesoplasma segregado. Entre el mesoplasma y la fase posterior que lo recubre hay una diferencia temporal que es la responsable del contacto neto.
- 3.- Se representa un mesoplasma segregado muy estrecho, en donde los dos bordes enfrentados del mesoplasma están muy cercanos e incluso en algún caso pueden llegar a solaparse.
- 4.- Se representa una LMN con contactos de las dos fases laterales solapados. Este solapamiento es el primer paso para la formación de gérmenes cristalinos que tendrían un origen intracelular. Una representación de la relación entre los contactos se observa en las fig. 5a, b y c. En a, todavía la fase es vermicular, en b ya se ha formado una LMN y en c la LMN llega a estructurarse y a subdividirse.
- 6.- Esquema que intenta reconstruir en tres dimensiones las superficies de secreción de un septo ropaloide tripartito con mesoplasma en rombos.
- 7.- Esquema que intenta reconstruir en tres dimensiones cómo sería la estructura de un septo lamelar ortogonal en el que observamos estructuración incipiente en dominios de segundo orden. Las superficies secretoras se ondularían para producir una organización en subdominios. En este caso la dirección de acreción oblicua de los diedros sería vertical no lateral.



Estas láminas medias que aquí describimos como semiabiertas, pueden sufrir un proceso de mayor apertura hacia los cálices maduros. En dicho proceso de apertura los elementos asimétricos descritos alcanzan una mayor organización y dan lugar a regiones fasciculares en la que los elementos hialinos se organizan en *Jet d'au* (ver LAFUSTE & TOURNEUR, 1991b). Normalmente, aunque no se haya formado esta organización, los elementos de la lámina media suelen desaparecer, dando lugar a regiones sin división, que se denominan fusionadas (ver discusión en LAFUSTE, FERNÁNDEZ & TOURNEUR, 1992).

En nuestra opinión la principal característica de estos elementos es la asimetría. Ésta está condicionada por el hecho de que su secreción tiene lugar en una región no equivalente al plano medial de un septo (son murallas externas compartidas por coralitos diferentes).

Fases de acreción vertical en murallas externas no compartidas, han sido descritas en algunas formas faceloides del paleozoico superior y suelen desarrollarse en la zona más externa de la muralla (ver LAFUSTE *et al.*, 1992, en el caso de tabulados de tipo "siringopórido", SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1984 para formas faceloides de *Siphonodendron*).

En escleractinios, la epiteca es una estructura vertical independiente de la secreción septal, muy diferente a la muralla de los rugosos y por tanto la analogía no tendría lugar.

*3-1-4) Interpretación (fig. 106).-

Nuestra interpretación respecto a la separación mesoplasma-estereoplasma mediante contactos netos, es que la misma se debe a una distancia temporal entre ambas fases, establecida entre dos sistemas de secreción diferentes, uno preferentemente axial y otro lateral.

En mesoplasmas con LMN postulamos una separación temporal entre la secreción de la lámina media de gérmenes cristalinos y el comienzo de la acreción lateral. Esto daría lugar a una zona de gérmenes aún insertada en el tejido blando, creciendo por delante (fig. 106-4). Esta posibilidad ya fue sugerida por PLUSQUELLEC (1980) en su reconstrucción de la esqueletogénesis del género *Adradusia* (fig. 105-6a). Bajo este orden de cosas, la conservación de una región similar parece bastante improbable debido a su íntima unión con el tejido blando.

Si aceptamos el presupuesto de que una LMN es producto de una secreción intracelular, su diferenciación o "trabeculización", equivale a la formación de puntos productores de centros de nucleación en el tejido blando. Esta separación da lugar a un crecimiento más rápido y eficiente y por tanto podríamos considerarlo un carácter adaptativo, quizás derivado frente a una LMN sin rupturas. Esto coincide con el hecho observable en nuestros taxones en donde las formas más derivadas morfológicamente dentro de un plexo con LMN totales, desarrolla procesos de subdivisión (sean horizontales o verticales) que además son más abundantes hacia el cáliz.

Por el contrario, en mesoplasmas con LMC se produciría un crecimiento continuo y nunca intracelular, de la zona de eje con los laterales. Dicha continuidad y ausencia de fases germinales intracelulares, serían las responsables del aspecto brillante y aterciopelado (extinción ondulante) observado en los *jet d'au*.

Respecto a los fascículos de eje, interpretamos que en el tejido secretor de la zona axial se producirían protuberancias más o menos desarrolladas verticalmente, pero siempre en conexión secretora con el tejido lateral (fig. 106-1, 2 y 3). Dichas protuberancias, caracterizadas quizás por una acreción más rápida, tendrían un desarrollo vertical efímero, pero suficiente para la producción de un fascículo de eje.

Las impurezas que caracterizan a los fascículos más nítidos pueden deberse a que en las protuberancias se verificaría la generación de células secretoras nuevas y quizás este proceso sería productor de un residuo orgánico mayor. Aunque esta explicación pueda resultar

especulativa³, coincide con el hecho de que en nuestros CRSSD la mayor nitidez y desarrollo de los fascículos de eje tiene lugar normalmente en la zona medial y cerrada de los septos (ver por ejemplo Lám. VI fig. F), que en formas sencillas es donde se verifica el principal desarrollo en tamaño de la estructura.

Una de las ventajas de la hipótesis propuesta es que explica toda la variabilidad observada dentro de septos continuos, encontrando por ejemplo en un mismo ejemplar, zonas sin fascículos, junto a otras con fascículos muy nítidos, o casos intermedios con fascículos semifusionados. La existencia de *jet d'au* de tamaños y desarrollos tan diferentes se basaría en la existencia o no existencia de zonas protuberantes en el eje. En regiones septales estables y de forma constante, encontraremos *jet d'au* amplios y sin protuberancias (y por tanto sin fascículos de eje). Sin embargo en regiones septales generativas encontraremos por el contrario zonas axiales repletas de fascículos de eje, más o menos independizados. Estos fenómenos de diferenciación axial en mesoplasmas continuos son en cierto modo paralelos o similares a los fenómenos de trabeculización observados en las LMN.

Pero, ¿cómo relacionar las LMN con las LMC?. Este es uno de los puntos más delicados de nuestra interpretación, ya que debemos dar cuenta de todas aquellas tipologías septales en las que coexisten ambos tipos.

Interpretamos que en un septo continuo puede producirse un fenómeno periférico que implica la segregación de zonas discordantes. Cuando el proceso es incipiente (por ejemplo en las formas amplexoides o abiertas del género *Cania*) sólo observamos dominios triangulares aislados y discordantes.

Dado que este proceso se observa más corrientemente en formas que dentro de un mismo plexo muestran crecimientos amplexoides o axialmente abiertos y con mayor desarrollo vertical, pensamos que la segregación de estos dominios (para un mismo grupo) se debe a un aumento en la tasa de crecimiento vertical relativa.

En algunos ejemplares donde este proceso está mucho más desarrollado, los dominios discordantes llegan a contactar formando regiones externas discordantes. En este caso comenzamos ya a hablar de estereoplasma⁴.

En algunos ejemplares con separación neta (ver Lám. VI, fig. D y E) o con mesoplasmas aislados (ver lám. VIII) observamos cómo el mesoplasma se constituye en un sistema de secreción diferente, separado en el tiempo de la secreción periférica. Las líneas de contacto significan por tanto, tiempo. Si pensamos que este mesoplasma se reduce en extensión y tamaño, tendremos el caso de líneas de separación muy cercanas (recordemos por ejemplo las láminas medias más cerradas del género *Maimonella*), que aparentemente parecen LMN pero que no llegan a tener su estructura interna típica (en muchos casos incluso pueden observarse pequeños fascículos de eje).

La transformación final realmente más importante es cuando el estrechamiento del mesoplasma llega a ser tan marcado que la interpenetración de los contactos suturados de ambas caras da lugar a la ruptura de la continuidad en las fases cristalinas del eje y a la formación de

Decimos esto porque no tenemos ninguna prueba de que en zonas generativas deba haber un mayor contenido de impurezas en los cristales formados, sin embargo nos resulta intuitivo y tiene su equivalencia con el mayor contenido orgánico que también se le supone a la región de gérmenes cristalinos en escleractinios, a pesar de que en nuestro caso los cristales de los fascículos de eje nunca se formarían intracelularmente como aquéllos.

⁴ En este punto es importante señalar que se debe aclarar siempre cuál es el desarrollo ontogénico de estos ejemplares con dos fases. Las fases ontogénicas previas pueden ser propias de septo continuo (por ejemplo *Cania pseudoheterophyllia*) o bien ser de un septo con fases juveniles cerradas (por ejemplo *Soschikineophyllum? rodriguezi*). Para explicar la formación de una LMN debemos partir de grupos que estén dentro del primer caso.

gránulos ópticamente independientes, que al ser separados unos de otros acaban siendo reducidos a simples gérmenes cristalinos, seguramente intracelulares. El resultado final es una LMN en "cremallera" en donde hay gránulos y contactos netos y a los que se suelen asociar elementos fibrosos laterales, también íntimamente asociados con los contactos netos o suturales.

En un principio la LMN es una estructura inestable y suele ser homogénea sólo en las zonas apicales de los corales, que son más reducidas de tamaño. Sin embargo cuando dichos ejemplares crecen, si las LMN no están bien estructuradas internamente (es decir no conforman una cremallera bien desarrollada) tenderán a abrirse para formar mesoplasmas que vuelven a la estructura del septo continuo.

Si comparamos la acreción vertical de grupos que consideramos cercanos, como son *Soschkineophyllum? rodriguezi* y *Claviphyllum? sandoi*, veremos que en el primer caso las necesidades de la acreción vertical acelerada se ven solucionadas mediante la apertura de las LMN, dando lugar a mesoplasmas aserrados que tienden a volver a la estructura del septo continuo (ver Lám. I, fig. J), mientras que en el segundo caso tenemos fenómenos de trabeculización. Pensamos que esto se debe a que la estructura de la LMN en el primer grupo no llega a ser tan estable y estructurada como en el segundo, por lo que ha de utilizar estrategias de acreción diferentes.

Así pues, según la hipótesis propuesta, se considera que la estrategia de septo continuo es primitiva respecto a la estrategia de septo cerrado.

En los casos de las zonas axiales de murallas compartidas, las hipótesis son similares, diferenciándose principalmente, en que la acreción vertical es menos activa y simétrica (ver interpretación del significado de los elementos hialinos en el apartado anterior).

***E-3-2) Regiones de acreción transversal.-**

Estas fases de secreción recubren el entramado básico producido por las regiones de eje. Las consideraciones teóricas sobre el tejido secretor en estas regiones son necesariamente más prolijas pues hay que considerar cómo se verifica la secreción, bien mediante un frente de avance, o bien coetánea a lo largo de toda una superficie dada, o incluso ambas cosas. Además, estas consideraciones hay que relacionarlas con el tipo de elementos desarrollados, ya sean lamelares, fibrosos, intermedios o una mezcla de todos ellos.

En nuestra colección la estructuración septal más repetida y a partir de la cual podemos exponer todas las demás, así como la problemática de las posibles interpretaciones, es la que hemos denominado estructuración septal tripartita (ej. *Zaphrentites* spp.), en la que se desarrollan tres fases principales de secreción, por un lado el mesoplasma, que básicamente es una LMN, aunque puede sufrir aperturas más o menos generalizadas durante la ontogenia y por otro lado un estereoplasma con dos capas de desarrollo desigual, una capa interna lamelar y una capa externa fibrosa.

Las variaciones respecto a este esquema tripartito son numerosas pudiendo existir combinaciones entre los diferentes tipos de mesoplasma y los diferentes tipos de estereoplasma. Según dichas combinaciones proponemos la siguiente subdivisión, basada en la figura 107 (incluimos algún ejemplo de nuestros taxones, destacando el hecho de que algunos casos el mismo taxón aparece en varias tipologías):

*** Septos continuos (Ausencia total de LMN):**

A) simple: *Cyathoxonia cornu*, *Cania simplex*, *C. pinnatum*.

B) compuesto (falso diedro lamelar-fibroso): *C. rushiana* (lamelar), *C. griffithoides*.

B') compuesto (falso diedro tridente): *C. griffithoides*.

*** Septos discontinuos (LMN presente):**

- + Abiertos (escaso desarrollo de LMN, mesoplasmas de lados paralelos):
 - C) Diedro: sin ningún ejemplo.
 - D) Fibronormal: *Cania pseudoheterophyllia* (forma b).
 - E) Tripartito: sin ningún ejemplo.
 - F) Escalonado: sin ningún ejemplo.
- + Intermitentes (desarrollo moderado de LMN, mesoplasmas aserrados):
 - C') Diedro: *Amplexizaphrentis* aff. *zaphrentiformis* y *Maimonella* (formas lam.)
 - D') Fibronormal: parcialmente, *Duplostella*, *Rylstonia* y *Ufimia bradbournensis*
 - E') Tripartito: *Duplostella*, *Soschk. ? rodriguezi*, *Uf. bradbournensis*
 - K) Falso diedro (tridente): *Maimonella variabilis*, *Rylstonia*
- + Cerrados (desarrollo de LMN totales con posibilidad de subdivisiones):
 - G) Diedro: *Amplexizaphrentis ? hispanica*, *Ufimia cerezoi*
 - H) Fibronormal: *Clav. ? sandoi*, *Pentaphy. expansum*, *Convexiphyllum gigas*
 - I) Tripartito: *Zaphrentites* spp., *Clav. ? sandoi*, *Rotiphyllum*
 - I') Tripartito sin diedro (la zona lamelar es tridente): *Rylstonia*, *Convex. pilitense*
 - J) Escalonado: *Claviphyllum ? sandoi*
 - L) Falso diedro (tridente): *Maimonella*, *Rylstonia*, *Convex. pilitense*

En el apartado anterior ya analizamos e interpretamos la fase de acreción vertical, pero ¿qué significan todas estas tipologías de acreción lateral y a qué situaciones de secreción podrían corresponder?

La formación de la capa lamelar adyacente al mesoplasma del esquema tripartito suele adoptar en conjunto una determinada orientación o ángulo respecto al mismo. Esta es la razón del nombre dado por PLUSQUELLEC (1980) a estas organizaciones, "disposición en diedro". Los diedros más corrientes se observan en corte transversal como abiertos hacia el eje y en corte longitudinal como abiertos hacia el cáliz. Como ya explicamos en el capítulo de Nomenclatura y a lo largo de toda la discusión de los taxones, existen otros tipos de diedros, como son el inverso o el caso general de dos o más diedros sucesivos (zig-zag).

Pero ¿a qué tipo de acreción corresponden los diedros?. PLUSQUELLEC (1980) reconstruye la citada dirección como oblicua y lateral al mesoplasma (ver fig. 105-4, 5 y 6). Así, los diedros normales tienen una dirección de apilamiento que correspondería a una superficie de secreción convexa que va progradando hacia la muralla externa desde el extremo septal. Así la supuesta evolución de una región de acreción de diedro normal podría compararse con un globo alargado que se va inflando en dirección hacia la muralla y hacia el cáliz.

Dicha reconstrucción concuerda perfectamente con las ideas que hasta ahora hemos ido exponiendo. A nivel de detalle respecto a cómo acreciona el citado tejido, podemos observar que el movimiento oblicuo, adaptado, como decíamos, a una superficie convexa que va progradando y a la vez aumentando de tamaño lateralmente, implican por necesidad un cambio no ortogonal de posición en las células secretoras y por tanto una morfología microelemental de tipo lamelar, o lo que es lo mismo, una constante corrección de la posición secretora de la célula o las células que dan lugar cada vez a una sola lamela.

Los dos factores que controlarían la citada heterogeneidad son:

- a) La superficie convexa cambia de posición abriéndose en abanico.
- b) La superficie convexa aumenta de tamaño.

Diagrama de tres tipos de fibras de mesoplasma:

- Fibras de mesoplasma**: Muestra fascículos de eje.
- LMN granular**: Muestra lamelas y fibras.
- LM intermitente**: Muestra tridentes.

CONTINUOS

a) Simple (aterciopelado)

b) Compuesto (falso diedro, lamelar-fibroso)

b') Compuesto (falso diedro, tridente)

ABIERTOS

C) Diedro

D) Fibronormal

E) Tripartito

F) Escalonado

INTERMITENTES

G) Diedro

H) Fibronormal

CERRADOS

5 I) Tripartito --

J) Escalonado

K) Falso diedro (tridente)

C) Diedro

D') Fibronormal

E') Tripartito

K) Falso diedro (tridente)

) Tripartito sin diedro, la zona lamelar es tridente

nte) ?

Abiertos \longleftrightarrow Cerrados

Intermitentes $\xleftarrow{E} \xrightarrow{K} \xleftarrow{E}$ Cerrados
(Meso-estereoplasma) $\xleftarrow{E} \xrightarrow{K} \xleftarrow{E}$

Septos continuos ← → Septos discontinuos (Meso-estereoplasma) ← → Cerrados

Figura 107: Tipos de septos según su microestructura.

Un resultado necesario de esta organización es la aparición de discontinuidades mayores entre superficies de acreción que chocan lateralmente. Dichas discontinuidades se observan siempre en aquellas formas con desarrollo lamelar en zigzag (ver contactos discordantes de dos sistemas de lamelas en PLUSQUELLEC, 1980 o por ejemplo la lám. XXV, fig. 7b).

Ahora bien, queremos aquí resaltar que dichas discontinuidades pueden verificarse una vez más a diferentes escalas. Por un lado, en los casos especificados para *Adradosia*, o las observadas en *Amplexizaphrentis? hispánica*, los diedros chocan a una escala mayor. Sin embargo el desarrollo de detalle observado por ejemplo en *Maimonella lamellata* (ver Lám. IX, fig. 7a), nos indica que las citadas discontinuidades pueden ser observadas en el interior de una región con una dirección de acreción general mayor, es decir pequeños zigzag en zonas de diedro normal.

Estas anomalías que pueden afectar a escalas de observación intermedias complican necesariamente la forma de detalle de la superficie secretora, convirtiéndola en muchos casos en una superficie que debió ser "arrugada".

Un fenómeno en el que dicha tendencia se regulariza, es el proceso que hemos denominado "crenulación". Aunque la crenulación se observa también en tejido fibroso o intermedio, llega a ser realmente muy notable en ejemplares lamelares. Por otro lado su distribución a lo largo de la ontogenia, parece indicarnos que se trata de un fenómeno de madurez en la secreción.

En nuestra opinión, la producción de las superficies de acreción oblicua pueden tener que ver en cierta medida con el relieve creado por un mesoplasma cónico previo y la relación que esto puede tener con una superficie calicular profunda. Es cierto que en *Adradosia*, e incluso más en *Amplexizaphrentis? hispánica* el mesoplasma no tiene relieve, ya que corresponde principalmente a una LMN. Igualmente, taxones con mesoplasmas de marcado relieve no muestran estereoplasma lamelar en diedro, sino más bien estereoplasma intermedio y/o fibroso.

Sin embargo pensamos que esta relación más que ser una relación de tipo biomecánico, es una relación filogenética, es decir que el origen de los diedros sí estaría relacionado con el relieve creado por mesoplasmas de tipo holacantino, aunque la reducción filogenética de dichos mesoplasmas hasta la producción de LMN totalmente cerradas, no implica necesariamente la desaparición correlativa de los diedros y su sustitución por otros tipos de mosaicos (por ejemplo las empalizadas fibrosas). Basamos esta opinión en un criterio bioestratigráfico, ya que las formas holacantinas parecen ser anteriores a las formas fibronormales (LAFUSTE & PLUSQUELLEC, 1985), aunque este argumento debe ser considerado insuficiente, al menos para rugosos, ya que los datos microestructurales de la bibliografía deberían ser revisados.

Todas estas observaciones respecto a la forma y orientación del tejido secretor oblicuo responsable de las regiones lamelares, se revelan claramente en la heterogeneidad de tamaños y multiconcavidad de las lamelas.

La multiconcavidad de las lamelas, cuya máxima expresión se alcanza en lamelas onduladas, da como resultado múltiples posibilidades para la dirección que pueda tomar el tejido, de modo que permite geométricamente, mediante sencillas operaciones de giro en el tejido, bruscos o graduales cambios en la dirección de formación del entramado lamelar.

Las mayores longitudes dentro de los elementos lamelares, siempre que no se deban a un fenómeno diagenético de coalescencia cristalina (ver capítulo de tafonomía, o FALCES, 1997), podrían explicarse por dos motivos diferentes: o bien, secreción solidaria de "filas de células", o macrocélulas de gran longitud, que muestran lateralmente la misma posición antes de migrar,

o bien a la migración lateral local de un mismo elemento celular, al modo de los braquiópodos⁵.

La primera explicación parece ser la causa más plausible para elementos como las "grundulae" (ver LAFUSTE, 1979), con contornos muy regulares y concavidades marcadas repetidas en toda su longitud. Pensamos ésto porque es difícil imaginar que la migración lateral diera lugar a concavidades repetidas ortogonalmente, cuando la concavidad señala claramente la dirección de acreción y ésta se considera lateral. Por tanto es de suponer que toda la longitud de la "grundulae" es más o menos sincrónica y que el sentido de su acreción oblicua, se verifica ortogonalmente a su mayor longitud, no lateralmente.

Una acreción lateral de un elemento lamelar de gran longitud debería dar como resultado una lamela con escaso o nulo desarrollo de concavidades, o bien concavidades "oblicuas". Las lamelas "suaves" o poco recurvadas, como las que se observan en algunos mesoplasmas (ver *Cania*) pueden corresponderse en cierto modo con el primer caso, es decir escaso desarrollo de concavidades. Lateralmente, en zonas más alejadas del eje septal, dichas lamelas suaves muestran la tendencia al desarrollo de concavidades oblicuas que acaban dando paso, gradualmente (parece describirse un arco), a elementos fibrosos de empalizada externa. Esta evolución es corriente en formas de septos continuos y gran tamaño relativo, como pueden ser *Cyathaxonia rushiana* o *Cania griffithoides*.

Un caso un poco diferente lo constituyen las macrolamelas observadas en el ejemplar LAI-90 (ver *Maimonella lamellatum*), o en algunas regiones septales de *Amplexizaphrentis? hispanica*. Dichas macrolamelas son semejantes a las "grundulae" aunque el desarrollo lateral es menos regular y las concavidades muestran una dirección a veces un tanto ambigua (son lamelas excesivamente rectas, ver fig. 13-A y B). Estos elementos los interpretamos del mismo modo que las citadas grundulae, aunque su mayor irregularidad hace pensar en una acreción algo diferente.

Sin embargo existen muchas otras posibilidades en cuanto a las formas de acreción de las regiones lamelares. Principalmente, además de regiones de diedro, es corriente encontrar regiones de lamelas paralelas a un mesoplasma de lados más o menos rectos o bien regiones de elementos fibroides respecto a mesoplasmas de forma variable. Cuando se producen estas regiones lamelares sin diedro, es normal observar los siguientes procesos:

- Las lamelas tienden a alcanzar formas mucho más regulares y repetidas.
- Es mucho más corriente la formación de elementos intermedios.
- A meso-escala, los elementos lamelares tienden a organizarse en subdominios.

Estas tres observaciones hacen referencia a términos como los de "microlamela", que serían lamelas simples y más pequeñas (esto será relativo al tamaño de las lamelas en el supuesto taxón) de forma regular y apilamientos también regulares. La ortogonalidad de los subdominios de microlamelas, que en algún caso fueron confundidos con grandes fibras (ver el caso del tejido microlamelar en Heterocorales que explicábamos al principio del capítulo de Justificación de la Microestructura) facilita la aparición de elementos de mayor desarrollo en longitud, e incluso la aparición de pequeñas regiones casi fibronormales, en las que podemos registrar la aparición de líneas de crecimiento, en medio del mosaico lamelar. En nuestras formas esto lo podemos observar en los ejemplares lamelares de *Rylstonia benecompecta* descritos principalmente en Los Santos.

En estos casos el tejido lamelar tiene una dirección de acreción que no es lateral como

⁵En cualquiera de los casos que consideraremos los elementos lamelares de mayor longitud siempre desarrollan dicha longitud máxima en una sola dimensión, de modo que si las lamelas recurvadas son más o menos equidimensionales en su plano principal, las lamelas onduladas de gran longitud, se asemejan más bien a "listones" más o menos desarrollados.

en los diedros, sino principalmente vertical, aunque dicha acreción siga siendo en abanico. El hecho de que la oblicuidad de la secreción sea vertical conlleva la posibilidad de una mayor sincronía en grandes zonas del tejido y por tanto constituye un paso intermedio hacia regiones de empalizada fibronormal, como demuestra la abundancia de elementos intermedios y la formación de líneas de crecimiento (ver fig. 106-7).

Ahora bien, no siempre los mesoplasmas son de bordes paralelos, de modo que un posible aserramiento crea dominios divergentes en los que los elementos lamelares sufren una rápida evolución lateral a elementos fibrosos. Este es el caso de la mayoría de las formas de *Rylstonia* estudiadas en esta Tesis. El relieve mesoplásmico y suponemos que una estabilización de la forma de las superficies de secreción, provoca que los abanicos que dan lugar al tejido lamelar sean transformados en superficies con un movimiento más sincronizado, dando lugar a amplias regiones de elementos de desarrollo intermedio (los que hemos denominado "tridentes" en las descripciones) y en las zonas más externas a regiones de empalizada finalmente fibronormal.

Existen también casos de desarrollo lamelar, paralelo a un mesoplasma con fuerte relieve, como es el caso en la mayoría de los géneros de Axophyllidos (en este caso las lamelas no son microlamelas, sino más bien lamelas ondulosas que rellenan combadamente todos los entrantes producidos, ver fig. 13-E), o por el contrario casos en los que el citado relieve es rellenado directamente por tejido completamente fibroso (por ejemplo formas fibrosas de *Duplostella*, lám. XX-1).

Esta amplia variación de resultados para un mismo proceso, parecen indicar, además de una indiscutible información taxonómica, un tipo de proceso que afecta a las superficies de acreción lateral. Dado que tales resultados, si bien tienen una regularidad en cada una de las especies, a quedado bien claro en las descripciones de nuestros CRSSD, que en detalle se observa una gran variabilidad, principalmente en lo que se refiere a esta acreción lateral. Recordamos al caso, lo observado para una misma morfofología en muchos de los taxones, por ejemplo *Duplostella fedorowskii* (tablas de la fig. 80), de modo que se observaban respecto a un mismo relieve mesoplásmico, rellenos estereoplásmicos variables, desde lamelares, hasta totalmente fibrosos.

Para explicar este fenómeno dentro de una misma forma podemos argumentar que el parecido entre ambos términos es puramente morfológico y que deberíamos definir taxones diferentes (en nuestras agrupaciones sólo hemos llegado a diferenciar a nivel de variedad dentro de una misma especie). Esta primera posibilidad entra en contradicción con la distribución de la variabilidad y con la observación de formas microestructuralmente intermedias con una misma morfofología. Otra posibilidad, como se ha hecho en tantas ocasiones, es considerar alguno de los términos de la variación como un producto de la diagénesis, argumento que creemos que ya ha sido suficientemente discutido. Una última posibilidad consiste en proponer mecanismos naturales que expliquen la citada variabilidad y que además nos permitan encontrar una identidad microestructural de fondo en el grupo que habíamos definido.

Únicamente dentro de esta última posibilidad es donde nosotros nos podemos mover. Así, siguiendo un poco el ejemplo que habíamos puesto con anterioridad, en un esquema general de tipo *Duplostella*, que es similar al modo de evolución microestructural observado en *Soschkineophyllum? rodriguezi*, es decir, tripartito con aperturas mesoplásmicas más o menos generalizadas hacia el cáliz, podemos interpretar la variabilidad respecto al desarrollo de la capa lamelar intermedia como un fenómeno consistente en una mayor o menor separación en la secreción de las fases meso-estereoplasma.

Esta hipótesis se basa en la idea de que una mayor separación tiene que afectar a la

primera superficie de secreción lateral, de modo que si el relieve es más abrupto, la acreción oblicua o en abanico formadora de mosaicos lamelares, parece menos adecuada que una acreción más sincrónica como la propia de una empalizada fibrosa. De este modo la capa lamelar intermedia tenderá a desaparecer cuando los ritmos de crecimiento meso-estereo ganen en separación temporal, quizás debido a una mayor rapidez a la hora de acrecionar verticalmente. En esta hipótesis se da cabida a un cierto control paleoambiental de esta variabilidad, aunque los datos bibliográficos nos obligan a discutir la posibilidad de que estas variaciones tengan un mayor peso filogenético (ver capítulo IX-G).

Otro asunto es el desarrollo de la tercera capa, la empalizada externa fibronormal. A partir de mosaicos más o menos oblicuos al mesoplasma el septo suele terminar su forma definitiva mediante esta tercera capa. En detalle las fibras son de gran tamaño y surgen directamente de los elementos de la capa intermedia. De este modo si dicha capa está constituida por un diedro normal, las fibras surgen de los extremos más distales de las lamelas, o más bien diríamos que las lamelas se convierten en elementos intermedios con un mayor desarrollo en longitud. Este paso puede ser neto, marcando dos zonas claramente diferenciadas típicas de un septo tripartito, aunque muchas veces se desarrolla una banda en la que pueden observarse varios "escalones", en los que se observa una alternancia de capas, lamelar y fibroide (ver por ejemplo fig. 70-1).

En algunos casos estas capas fibrosas externas tienen un desarrollo tan independiente que pueden parecer producto de recristalización. Sin embargo las citadas zonas de tránsito formadas por elementos de morfología intermedia con bases claramente lamelares y desarrollo en longitud, han sido desde hace tiempo tratadas en detalle (LAFUSTE, 1978, 1983) y consideradas además como un argumento para la naturaleza original del mosaico lamelar (y por ende de la empalizada fibrosa).

En algunos casos, como puede ser en nuestra especie *Claviphyllum? sandoi*, con LMN completas hasta el cáliz, es evidente la reducción de la capa lamelar intermedia que en la mayoría de los ejemplares está completamente ausente. En estos casos en los que el mesoplasma no se llega a abrir, la empalizada fibrosa que parte de la LMN tiene un desarrollo prácticamente homogéneo a excepción de algunos "escalones" finos de naturaleza lamelar.

De estos septos se puede decir que son típicamente fibronormales, aunque algo diferentes de los septos fibronormales de *Pentaphyllum expansum* en el que en ningún caso parece haber habido ninguna forma con capa lamelar intermedia y quizás por eso, presenta una fibras de morfología diferente.

En una empalizada fibronormal la organización es simple, aunque también depende del trazo de la LMN y de la posibilidad de formación de "stirn-zone", que llegan a complicar las direcciones de acreción estereoplásmica. A pesar de todo las direcciones que son convergentes o divergentes al comienzo de la formación de la empalizada, se van corrigiendo hacia la zona externa, a la vez que los fibroides sufren un aumento de tamaño, hecho que también podemos observar en los septos trabeculares de corales escleractinios.

La distribución de las líneas de crecimiento en las empalizadas fibrosas (ver dibujo del ejemplar LAI-39 de *Claviphyllum? sandoi*) muestran corrientemente cierto tipo de acumulación en regiones determinadas del estereoplasma. La mayor densidad se registra alrededor del trazo del mesoplasma. Esto se debe a la fuerte inclinación que presentarían las superficies isocronas de secreción, que llegan a ser casi verticales en algunos tramos y que sólo divergen al acercarse a su límite inferior (fig. 69-4d). Esto concuerda con nuestra idea de que la secreción de empalizada fibrosa corresponde a superficies amplias y muy verticalizadas, en el que es más lógico imaginar un desarrollo ortogonal.

Sin embargo, como ha quedado reflejado en párrafos anteriores, un mesoplasma de relieve complejo induce una organización diferente en el tejido estereoplásmico, compartimentándolo de diferentes maneras de modo que se producen dominios que frecuentemente chocan marcando discordancias. En estos casos, los elementos, ya sean fibrosos o de naturaleza intermedia, tienen una dirección marcada por el hueco del mesoplasma en el que crecen. A pesar de todo su desarrollo hacia la periferia, suele verificar un progresivo cambio de dirección que da como resultado final (en aquellas estructuras suficientemente anchas) elementos una vez más fibronormales, aunque reflejando la organización previa de los conjuntos de fibras (ver secciones longitudinales de *Rylstonia benecompecta* forma fibrosa, lám. XIV).

En nuestra opinión la capa externa fibronormal, o zona de empalizada fibrosa, corresponde a la región de secreción septal en la que se verifica una mayor inclinación y homogeneidad en la superficie de secreción, es decir, que se corresponde con las partes más laterales y profundas del revestimiento de los huecos interseptales. En la zona de "ruptura de pendiente" entre las regiones de acreción lamelar o intermedia con superficies en abanico y estas regiones externas de empalizada, puede aparecer un "escalonamiento", durante el cual la rotura de pendiente registra una zona de tránsito. En algunos casos, que no parecen tener una regularidad, este escalonamiento se establece en casi todo el grosor septal, de modo que tenemos la formación de una estructura organizada en capas, o lo que hemos denominado un septo complejo (ver ejemplos en *Rylstonia densa* o en *Claviphyllum? sandoi*, fig. 70-1 o el caso llamativo de la columnilla y los capuchones axiales de *Cyathaxonia rushiana*, lám. III-E).

***E-4) *MACROESCALA* (3 y 4^o orden, identidad de los elementos morfológicos).-**

***E-4-1) *Introducción*.-**

Hasta ahora hemos hablado de la posible interpretación de las diferentes disposiciones microestructurales del tejido secretor de forma deslocalizada. Sin embargo, en la génesis de la morfología hemos de integrar los conceptos de funcionamiento de cada tipo de secreción en un esquema tridimensional. Para ello es muy importante describir la diferenciación microestructural en sentido radial, desde la muralla hasta el eje del coral.

Dicha diferenciación de regiones en un sentido radial debe ser considerada con cautela ya que en principio la realizamos en corte transversal y esto puede llevarnos a engaño, sobre todo teniendo en cuenta la ya comentada oblicuidad y profundidad del cáliz y por tanto de las superficies isocronas de secreción.

En cualquier caso y de un modo general, pensamos que la morfogénesis de los CRSSD⁶ tiene un desarrollo más o menos repetitivo en el que pueden reconocerse ciertas regularidades. A nuestro juicio la principal regularidad ya que interviene de modo decisivo en la compartimentación radial del aparato septal, es la construcción paulatina de la forma septal y la formación del hueco interseptal.

Así radialmente, a la altura de la zona más interna del hueco interseptal podemos distinguir una **región axial** o zona dirigida hacia el eje del coral y una **región medial** o parte septal desarrollada alrededor del hueco interseptal. Entre ambas regiones se define una zona de umbral en la que se produce el cambio de pendiente (positivo o negativo) que las separa.

⁶Esta parte del modelo sirve en sentido estricto sólo para CRSSD, ya que la morfogénesis de tabulados, rugosos con disepimientos o escleractinios, y de todos ellos principalmente las formas coloniales, poseen desarrollos morfológicos que pueden llegar a ser muy diferentes y claramente más complejos. En cualquier caso, esta parte puede ser considerada como un ejemplo particular de la correlación entre la microestructura y la forma, además de ceñirse al tipo de material estudiado por nosotros.

Además de estas dos regiones en la estructuración radial, tenemos una tercera región caracterizada por el grado de enraizamiento del septo en la muralla externa y que denominamos base septal. Esta zona en muchos casos se revela de gran importancia para la clasificación (ver por ejemplo *Rotiphyllum* o *Saleelasma*). Esta importancia quizás se debe a su íntima relación con la citada muralla y con la posibilidad del desarrollo de disepimentos, de modo que al conjunto *muralla /base septal/ disepimentos*, lo hemos denominado **marginario** y correspondería a un sistema de secreción particular.

Por último y más allá de la división radial de la acreción, hablaremos en un último apartado de la integración de todas las disposiciones en un modo general de crecimiento que es un reflejo del **desarrollo ontogénico** peculiar de cada especie y que aparece como producto final de la arquitectura microestructural.

***4-2) Región axial.-**

El anillo de finales septales puede tener tres principales desarrollos:

- a) Zona axial formada por finales septales en contacto en el eje.
- b) Zona axial convexa y compacta, formada por una columnilla axial.
- c) Zona axial plana o cóncava y abierta, formada por elementos tabulares o relleno estereoplásmico vortical.

-a) El primer caso es el más simple y el que observamos en la mayoría de las secciones juveniles de cualquier género (que a su vez puede ser pinnada, radial, fascicular o caninoide). Los septos comparten las láminas medias lo que se correlaciona con una forma septal escasamente elaborada, así como una baja diferenciación microestructural.

Aún en los casos de morfología más simple, normalmente se observa algún tipo de evolución hacia el cáliz que rompe esta situación. Sin embargo en las formas menos diferenciadas de cada grupo (ver por ejemplo discusión de *Saleelasma alta*) se llega a mantener la relación axial presente desde el ápice sin que por ello estos ejemplares puedan ser identificados como juveniles.

Como decíamos, la microestructura en estos casos no alcanza una diferenciación radial y los huecos interseptales se mantienen simples. No llega a producirse una rotura de vergencia en la zona axial de los septos, que mantienen algunas de sus láminas medias en continuidad. Las capas diferenciadas en la construcción del septo se mantienen homogéneas. Sin embargo la aparición de otros rasgos, como un tamaño más o menos adulto, septos menores adosados en *Saleelasma alta* o aparición de crestas septales menores en otros taxones o incluso desarrollo de crenulación incipiente (algún ejemplar de *Convexiphyllum pilitense*), nos indican que estos ejemplares no serían formas juveniles (ver discusiones).

-b) La formación de una columnilla axial a partir de elementos septales es corriente en CRSSD. Las columnillas, como hemos visto para *Rylstonia* o para *Cyathaxonia*, tienen dos fases principales de formación, por un lado la individualización de un núcleo, es decir, aquella situación en la que se rompe la vergencia de algunos de los elementos septales (principalmente la zona central de la lámina C-K) en una disposición simple, y por otro lado la maduración y ensanchamiento estereoplásmico de esta estructura, mediante fenómenos de crecimiento centrífugo en forma de lóbulos o capas, que remedan la radialidad del aparato septal aunque con un sentido de crecimiento opuesto y una relación más estrecha con las tábulas. Muchas veces en dichos ensanchamientos periféricos aparecen capas alternantes de lamelas y fibras ("escalones") similares a las alternancias que se observan en los laterales o extremos septales (por ejemplo

Cyathaxonia rushiana).

El momento en el que se produce la individualización del núcleo de la columnilla es variable, así en nuestro caso, *Cyathaxonia* verifica este fenómeno tan tempranamente que la columnilla siempre tiene un núcleo simple (la cobertera puede ser claramente más compleja), mientras que *Rylstonia* muestra una gran variabilidad, mostrando núcleos con historias de formación muy diferente. En casos complejos como este último, pueden verificarse incorporaciones septales una vez ya se ha individualizado el núcleo e incluso la columnilla puede momentáneamente detener su crecimiento y desaparecer a favor de una zona axial plana, abierta y amplexoide (dediferenciación).

Un caso particular en el que la convexidad de la zona axial del cáliz y la formación de un núcleo incipiente no se expresa hasta la parte final del cáliz lo constituye el género *Convexiphyllum* y por ello podemos considerar esta evolución, que da como resultado una estrella septal en el cáliz, un caso intermedio entre a) y b).

En CRSSD más antiguos casi siempre de estructura septal continua (nos referimos a los estreptelasmátáceos) existe una evolución peculiar de los finales axiales, similar a la estructuración del "pali" en escleractinios. Se trata de la formación de lóbulos axiales o un entrecortamiento de los finales axiales que provoca una estructuración esponjosa de la región de eje.

En todos estos casos, una vez se ha individualizado el núcleo, puede aparecer entre los nuevos finales septales y la columnilla axial un surco más o menos profundo o bien una relación de contacto tenue. En el primer caso, como sucede en *Cyathaxonia* y más especialmente en *Cyathaxonia rushiana*, el surco equivale en cierto modo a una región axial abierta y cóncava. Esta nueva situación crea un espacio diferente de secreción que en *C. rushiana* da lugar a la formación de lo que hemos denominado capuchones axiales y sello pericolumnar. En el segundo caso, de contacto laxo o tenue, la evolución axial de los nuevos finales septales es más estática y alcanza más relevancia la evolución del hueco interseptal y de las tábulas, que parecen estar más directamente relacionadas con el estereoplasma formador de la periferia columnar.

-c) En un tercer caso, que es en realidad el más corriente, la evolución de la región axial de los septos primitivamente unidos en el eje, deviene en la formación de una depresión axial más o menos pronunciada.

Este fenómeno que en las descripciones hemos denominado apertura axial, puede alcanzar diferentes grados de desarrollo y está íntimamente relacionado con la geometría y diferenciación de las longitudes septales.

En primer lugar hay que resaltar las dos principales construcciones claramente abiertas que se describen clásicamente; tales son la disposición aular y la disposición amplexoide. En el primer caso se produce una división neta entre una cavidad axial libre de septos y la zona septal adyacente, lo que da una medida de la importancia que alcanza el umbral de separación, con una apertura que está dirigida por la geometría septal.

En el segundo caso, la disposición amplexoide implica sin embargo que la apertura está dirigida por las tábulas, de modo que el desarrollo de los septos comienza una y otra vez tras la secreción de una nueva tábula (los septos aparecen y desaparecen bajo este control y su estadio ontogénico parece quedar momentáneamente suspendido).

La disposición amplexoide tiene en nuestra opinión un marcado carácter ambiental ya que puede aparecer en muy diversas morfologías y en diferentes momentos del desarrollo del estadio ephébio de crecimiento, llegando incluso a desaparecer momentáneamente. Un caso muy notable es el de la dediferenciación descrita para *Rylstonia*. Este tipo de crecimiento tiene

relación con un hábito cilíndrico y un crecimiento rápido y parece ser una adaptación que muestran diferentes tipos de corales cuando las condiciones corresponden a un medio con una alta tasa de sedimentación (HUBBARD, 1970; RODRÍGUEZ, FALCES & COZAR, 1997).

Microestructuralmente el hábito amplexoide implica una simplificación de la forma septal (el crecimiento es más rápido y menos elaborado) y un adelgazamiento marcado de las estructuras que afecta principalmente al desarrollo estereoplásmico y a la velocidad relativa en la secreción de las fases. Así en nuestros ejemplares, por ejemplo en *Cania griffithoides*, hemos observado que las formas amplexoides muestran además del citado adelgazamiento, una mayor aparición de dominios triangulares externos que indican comienzo de separación meso-estereoplasma.

El desarrollo de un aular en sentido estricto aparece principalmente en asociaciones de CRSSD un tanto peculiares (ver RODRÍGUEZ Y KULLMAN, en prensa). Ello implicaría que sin duda también podríamos proponer una explicación ambiental. Sin embargo el desarrollo aular no tiene la misma ubicuidad que el amplexoide y cada taxón aular tiene sus propias características. Entre ellas desataca la aparición de una separación neta entre huecos interseptales y hueco axial que microestructuralmente equivale a la formación de una especie de muralla interna que separa ambos dominios. Esta estructura puede formarse por engrosamiento y fusión parcial de los finales septales, por la formación de un umbral en la secreción de las tábulas o por una mezcla intermitente de ambas cosas.

En cualquier caso parece que el desarrollo aular implica diferenciación morfológica de valor taxonómico, aunque es indudable que ha podido ser desarrollada por grupos claramente separados filogenéticamente. Esta opinión puede contrastarse si contamos con que la tendencia a desarrollar una apertura axial más o menos regular en el estado adulto aparece en muchos de los grupos aquí presentados, tengan o no tengan una relación evidente. Así encontramos apertura axial en el desarrollo adulto de formas tan diferentes como *Pentaphyllum expansum*, *Rotiphyllum trochophylloides*, *Duplostella fedorowskii*, *Saleelasma alta*, *Ufimia cerezoi*, *Maimonella variabilis* (forma A), o *Cania pseudoheterophyllia*.

En muchos de estos casos el citado hueco axial sólo puede ser confirmado por observaciones microestructurales, ya que no queda hueco, sino relleno por estereoplasma, que parece corresponderse a veces con un estereoplasma fusionado de finales septales (nosotros lo hemos denominado región axial masiva). Así, sino se hicieran observaciones sobre la orientación y sentido de acreción de las regiones axiales, tendríamos que confiar en conseguir un corte calicular en el que se observara el hueco de la depresión, no siempre suficientemente profundo.

En cualquier caso los taxones con esta tendencia tienen desarrollos microestructurales peculiares, como son la aparición de diedros inversos dirigidos hacia el intersepto en la parte externa y finales septales fusionados en la interna (por ejemplo *Saleelasma* o *Duplostella*) o finales ropaloides que acaban dando paso a organizaciones lamelares y/o fibrosas más o menos cilíndricas alrededor del hueco (*Ufimia* por ejemplo).

Todas aquellas disposiciones axiales que clásicamente dieron lugar al término de "estereocolumnilla" (ver grupo de *Rotiphyllum*) corresponden a estereoplasmas vorticales que rellenan una depresión precursora de apertura axial y como vemos parece que esta tendencia puede dar lugar a la regularización de la estructura desde estadios ontogénicos tempranos (como es el caso de *Rotiphyllum trochophylloides*) de modo que un fenómeno heterocrónico de peramorfosis o aceleración acaba por regularizar una tendencia morfológica simple en casi todas las líneas filéticas de CRSSD.

***4-3) Región medial.-**

Las indicaciones sobre esta región corresponden a la construcción del hueco interseptal y por ende al perfil definitivo del septo.

Los huecos interseptales, dependiendo del taxón y/o de si la sección es más o menos apical, pueden ser cerrados o abiertos o bien no estar desarrollados en amplias regiones de la zona medial.

El último caso corresponde a regiones donde los bordes septales chocan. Esta situación puede resolverse mediante un contacto simple y neto (por ejemplo *Pentaphyllum expansum*) o bien mediante una región difusa de interpenetración de los bordes septales. Un contacto neto suele correlacionarse con regiones de empalizada fibrosa, siendo los contactos difusos e interpenetrados más propios de tejido intermedio o lamelar (por ejemplo en *Maimonella lamellata*). Esta observación es lógica si imaginamos un cierre progresivo de dos superficies que chocan frontalmente (empalizadas fibrosas) o de dos superficies que chocan y se interpenetran gradualmente según superficies heterogéneas en abanico (mosaicos lamelares o intermedios).

En el caso de huecos interseptales cerrados, es decir huecos netos ocupados por tejido esquelético, tenemos el desarrollo de lo que hemos denominado "sellos". Este tipo de disposiciones sella huecos interseptales con una fase esquelética separada temporalmente del tejido septal adyacente. Su estructura interna es bastante heterogénea, si bien remeda en algo un relleno vortical (ver descripciones en *Cyathaxonia rushiana*).

Estos sellos son en realidad tejido tabular y marginal segregado masivamente por las regiones más bajas del ectodermo. En ellos se registran tanto elementos lamelares como fibroides aunque son más corrientes los primeros, observándose en su caso los segundos sólo en zonas del sello más periféricas y abiertas.

También es notable resaltar el carácter muchas veces gradual entre regiones de sello interseptal y zonas de contacto septal difuso, indicándonos que ambas situaciones pueden considerarse parte de un mismo fenómeno de cierre interseptal.

En último caso tenemos interseptos abiertos, que aparecen más o menos desarrollados al menos en los cálices de la gran mayoría de los CRSSD. Como señalábamos en la descripción de la especie *Ufimia cerezoi* la forma septal ropaloide, el desarrollo de tábulas y la formación del cáliz parecen corresponder al mismo fenómeno. Así en este caso las tábulas pueden describirse como sucesivas dehiscencias del estereoplasma más interno del hueco que van adelgazando en cierto modo la región medial y remarcando así el perfil ropaloide observable. En estas situaciones la vergencia de estos elementos tabulares, que se describen como "fuertemente inclinados hacia la periferia", siempre muestra microelementos que crecen hacia la muralla externa.

En CRSSD las tábulas es normal que tengan una estructuración primitiva como la que acabamos de describir, sin embargo en algunas morfologías más diferenciadas y abiertas alcanzan mayor complejidad. Una complicación del tabulario típica de CRSSD con gran desarrollo de septos menores, es la aparición de tábulas con una inclinación diferente en los nuevos huecos formados entre el septo menor y su mayor más cercano. Esta situación, que corresponde a la de tabulario biforme, se debe a que el desarrollo del citado hueco es claramente posterior y de menor profundidad que el hueco interseptal en el que se inserta; esto unido a la clara polarización de la inserción de los menores, normalmente más cerca de la cara cardinal de sus mayores adyacentes provoca la diferenciación de ambos tipos de huecos.

Por supuesto estamos hablando ahora de la parte periférica de las tábulas, ya que la región axial de las mismas, en aquellos casos que exista una apertura axial suficiente o una columnilla compleja, puede alcanzar una mayor diferenciación, pudiendo ser planas (desarrollos amplexoides), ligeramente convexas (tábulas relacionadas con la columnilla de *Rylstonia*) o

ligeramente cóncavas (como en algunos taxones aulares). Abundando más en ésto, los corales rugosos con disepimientos, dada su mayor complejidad y variedad morfológica, llegan a mostrar muchos más tipos de tabulario y disposiciones tabulares más regulares y características, a su vez también relacionadas con una estructuración más compleja del marginario (disepimientos y bases septales).

Es en estas regiones mediales donde la estructuración de un septo es más cercana a un esquema tripartito sencillo, las variantes más comunes se relacionan con las zonas de cambio de pendiente entre la capa lamelar intermedia, si esta aún persiste, y la empalizada fibrosa externa. El tejido de las tábulas asociadas en cada hueco muestra las mismas variaciones, que el estereoplasma del que parten, excepción hecha de aquellas más delgadas que sólo aparecen como una línea negra microgranular.

La ausencia de tábulas en los interseptos de algunos ejemplares abiertos y de tamaño no especialmente pequeño (recordemos los casos descritos para *Soschkinophyllum? rodriguezi*) pueden ser interpretada (junto a detalles microestructurales y al desarrollo de los septos menores) como un indicativo de una forma no totalmente madura, que ya ha completado la forma y tamaño de su cáliz pero aún no lo ha comenzado a rellenar. Ejemplares como éstos tendrían un crecimiento posterior en el que podríamos registrar alternancia de capas, desarrollo de crenulación y septos menores, pero quizás no un aumento de tamaño significativo.

***4-4) Marginario.-**

En SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, 1984, aparecen detalles de la estructura mural más externa que son difíciles de observar en nuestro caso ya que en la preparación de las láminas ultrafinas (y aún más si el ejemplar muestra alguna erosión periférica) es normal perder dicha zona si no se utilizan las técnicas de englobamiento descritas por este autor.

Esta primera capa se observa mejor en formas fibrosas y consiste en una fina lámina de fascículos de crecimiento claramente vertical. Dicha capa no se observa en ningún caso en los ejemplares observados por nosotros, seguramente por una mezcla de factores, por un lado los problemas técnicos ya comentados y por otro, seguramente también por que la mayoría de las murallas son lamelares y se constituyen a partir de una superficie oblicua de acreción en abanico y de movimiento muchas veces complejo (es decir no solamente vertical, sino muchas veces lateral).

Hablando de las regiones murales preseptales, es decir, aquellas más externas, en las que todavía no se observan señales de la raíz septal, diremos que podemos encontrar muchas disposiciones diferentes. Para exponerlas partiremos como siempre de la estructura más sencilla y general.

Partiendo de unos primeros elementos de menor tamaño y formas más cercanas a los gránulos, rápidamente se forman elementos lamelares más o menos paralelos al borde externo y que suelen tener un contorno ondulado. Este tipo lamelar muy simple de muralla suele corresponder a grosores muy bajos y a formas poco diferenciadas dentro de su plexo.

Esos elementos lamelares ondulados pueden tener diversas evoluciones en murallas de un mayor grosor. Es normal observar que tales elementos dan paso a elementos intermedios, de tipo prismático, para más tarde volver a formar capas lamelares. Son murallas que hemos denominado compuestas, aunque bajo esta denominación también entran alternancias murales cuyas capas muestran un detalle más complejo.

Respecto al fenómeno de alternancia entre capas de diferente naturaleza observamos algo similar a lo que ya hemos descrito para el estereoplasma de algunos septos, esto es, que el fenómeno parece tener un control puramente ambiental y su aparición no aporta información

taxonómica relevante. De hecho existen ejemplares como LP2/10-42 (*R. aff. rushianum*) que localmente pueden desarrollar una muralla especialmente compleja debido a una hábito de crecimiento distinto (cilíndrico en este caso). Las capas pueden desarrollarse parcialmente en parte del borde coralino y estar ausentes en el otro lado y también pueden variar en su desarrollo durante la ontogenia (en este último caso sin embargo lo más normal es obviamente continuar creciendo en vez de menguar). Para subrayar aún más esta naturaleza intraespecífica, diremos que las alternancias no sólo se desarrollan en tipos de marginarios laminares (*R. aff. rushianum*), sino que incluso pueden observarse perfectamente en desarrollos de septotecas (ver *Cyathaxonia* spp. de la Sierra de la Estrella).

Una evolución o transformación de las lamelas paralelas al borde externo es el desarrollo cada vez más marcado de las ondulaciones que acaba superando el dominio meramente microelemental, para dar paso a una estructuración compleja, en la que tiene lugar la formación de células de secreción de lamelas en vórtice con una tendencia más o menos perpendicular al borde externo de la muralla, a la que hemos denominado "en caja de huevos" (ver descripción de *A. ? hispanica*).

Una variante de esta estructuración tridimensional, se forma cuando la caja de huevos está constituida por elementos lamelares menos curvados. El resultado es la formación de estructuras en zig-zag angular (ver murallas de *Soschkinophyllum*?-*Claviphyllum*?, lám. XVIII) que muchas veces han sido identificadas como un claro producto diagenético (últimamente en BRÜHL & OEKENTORP, 1997).

Cuando el zig-zag angular pierde parte de su naturaleza lamelar y pasa paulatinamente a un mosaico de elementos intermedios de pequeño tamaño, el zig-zag visible en lámina convencional aparece aún mucho más complejo en LU (lám. VIII-9).

Estos zig-zag murales más o menos ondulosos pueden complicarse con la aparición de bandas fibrosas alternantes, hecho mucho más corriente cuanto menos lamelar es la naturaleza del zig-zag. Cuando a este proceso se le une un fenómeno adicional de crenulación se forman haces de elementos intermedios (en la descripción de *Rylstonia* los hemos denominado "hogeras") similares a los fascículos de "microlamelas" descritos por SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, 1984, para la muralla de *Siphonodendron martini*, y más corriente en taxones disepimentados (lám XIV-G).

Además en murallas gruesas con gran desarrollo de lamelas ondulosas pero escaso desarrollo de ondulaciones celulares, la microestructura lamelar describe dominios de direcciones heterogéneas, llegándose a observar regiones de sutura casi perpendiculares al borde externo, lo que nos sugiere una vez más que al menos en estos casos el diedro ha tenido un desarrollo lateral más que vertical (ver murallas gruesas de la mayoría de los ejemplares de SSE/14' (lám. XXV, que corresponde a la facies oolítica, o la muralla de LP2/10-42, lám. XXVI).

La región de raíz septal puede ser abordada por su relación y contactos con el resto del tejido de la muralla (ver discusión en la introducción al grupo de *Rotiphyllum*). Así hay septos con contactos suturados frente a septos cuya base es una ondulación de la misma muralla, es decir que no se observan contactos.

Entre los del primer tipo tenemos septos de base plana, cuyo contacto neto no penetra en la muralla (*Saleelasma alta* o *Rotiphyllum costatum*) o septos de base clavada, cuyo contacto neto está enraizado a modo de cuña en la masa mural.

Entre los de segundo tipo tenemos septos que surgen directamente de sucesivas ondulaciones de la muralla externa hacia el interior (denominados "foundation septa" por FEDOROWSKY & SANDO, 1989), o bien septos sin casi muralla y que por sí mismos mediante el engrosamiento de sus bases forman una estructura equivalente (septoteca).

Dentro de este segundo tipo de septos, principalmente en aquellos de tipo "foundation" como los de *Rotiphyllum* aff. *rushmanum*, es donde aparece el primer fenómeno de complicación lateral del tejido de la muralla, esto es, la tendencia a un mayor desarrollo de fenómenos de rejuvenecimiento periférico y de pseudodiseipimientos (ver discusiones también de *Rylstonia*).

En septos con diferentes tipos de disposiciones en zig-zag, parece que esta organización es en cierto modo precursora del comienzo septal, de modo que los cuerpos celulares en caja de huevos parecen estar preparados para la aparición de dicha raíz, ya sea una LMC o una LMN (ver por ejemplo la descripción de *Adradusia* por PLUSQUELLEC, 1980).

Otro tipo de complicaciones en las bases septales corresponde a la aparición de elementos septales esporádicos que pueden engrosar y cambiar la forma de la base. Este es el caso de los septos dobles en *Saleelasma alta*, similares a las bases triangulares de *Rotiphyllum costatum* pero formadas gracias a los citados elementos adosados, que son en realidad precursores de septos menores fuertemente contratingentes. Carenas precursoras de septos menores, aunque menos desarrolladas se observan también en una especie más bien alejada como *Ufimia cerezoi*.

Por último cabe citar el incipiente desarrollo de diseipimientos en parte del plexo de variación de *Rylstonia*. Estos diseipimientos aparecen en regiones caliculares de ejemplares de gran diferenciación morfológica y que se desarrollan rápidamente en la última fase del crecimiento. A pesar del corto espacio en el que aparecen pueden alcanzar varias filas de diseipimientos interseptales (hasta seis), aunque lo más normal es que no superen un nivel de inminente transformación, en el que es habitual observar más bien fenómenos de rejuvenecimiento y pseudodiseipimientos, que verdaderas filas de estos elementos marginales. En cualquier caso su naturaleza microestructural es una continuación natural de la de la muralla productora, con una vergencia de los elementos claramente centripeta, contraria a la de las tábulas que quedan así enfrentadas.

***4-5) Desarrollo ontogénico (diferentes tipologías de desarrollo de la forma).-**

Los diferentes tipos de desarrollo que hemos encontrado en nuestros ejemplares es seguro que no agotan todas las posibilidades de los CRSSD en el registro pero sirven de momento para terminar de un modo concreto nuestro modelo de biocristalización. A grandes rasgos estos tipos son:

-a) *Desarrollo pinnado*: la inserción de cada cuadrante está suavemente escalonada, provocando el efecto de que cada nuevo elemento se apoye en el anterior, marcando una concavidad hacia el septo cardinal. Esta situación remarca especialmente el contorno de las fósulas. La disposición pinnada no muestra polaridad y suele corresponder a formas poco diferenciadas tanto microestructural como morfológicamente dentro de un plexo (por ejemplo el plexo *Zaphrentites-Soschkineophyllum?*).

Microestructuralmente la principal característica es la formación de regiones estereoplásmicas de reforzamiento de las fósulas. Dichas regiones suelen ser lamelares y provienen del crecimiento fusionado de los finales septales en el lado vergente hacia la fósula, por tanto esta estructuración es asimétrica (ver *Zaphrentites* spp).

-b) *Desarrollo fascicular*: dentro de la inserción de cada cuadrante se produce un crecimiento más marcado de algún metasepto. Estos metaseptos más conspicuos se encuentran en el eje y dividen los cuadrantes en fascículos que hacen perder importancia al desarrollo de las fósulas alares. Los fascículos provocan distintas longitudes septales, aunque a diferencia del desarrollo plerofiloides, los protoseptos, sin contar el antípoda, no suelen estar implicados (es

decir no son directores del crecimiento).

La disposición fascicular, suele suponer una fusión en el eje de los mesoplasmas de los septos directores del crecimiento, al menos durante buena parte de la ontogenia. Las vergencias más conspicuas no son ahora solamente las de las fósulas, que en realidad llegan a obliterarse, sino las de las regiones de cada fascículo con los septos menos desarrollados, regiones que suelen coincidir con aquellas del cáliz más deprimidas. Cuando esta disposición se desarrolla hasta el mismo cáliz, puede suceder, como en el género *Convexiphyllum*, que la región axial de estos septos directores llegue a individualizarse.

Los taxones fasciculados comienzan este tipo de desarrollo desde el mismo ápice (y que en *Adradosia* y en *Saleelasma alta* es responsable de ápices más o menos desnudos) de modo que podemos considerar que su estatus es, al menos en nuestra colección, equivalente al desarrollo pinnado.

-c) *Desarrollo plerofiloides*: bajo un desarrollo apical primeramente pinnado se produce una paulatina diferenciación de las longitudes septales, aunque a diferencia de la disposición fasciculada, dicho cambio está directamente gobernado por los metaseptos. En esta disposición es muy importante considerar que los comienzos son pinnados y que la diferenciación se produce con la ontogenia como un modo particular de acreción vertical rápida.

Microestructuralmente, la diferenciación en las longitudes septales suele ir aparejada a una diferenciación en el mesoplasma, ya sea este una LMN o una LMC. En un caso observaremos el desarrollo paulatino de LMC aserradas a partir de una LMN (por ejemplo *Soschkineophyllum? rodriguezi* o *Ufimia bradbournensis*) o bien una segmentación y escalonamiento de la LMN cerrada (por ejemplo *Claviphyllum? sandoi* o *Ufimia cerezoi*).

Esta complicación en los mesoplasmas parece relacionada con un aumento en la velocidad de acreción vertical, que provoca una inestabilidad en la secreción, solucionada o bien con aperturas o bien con divisiones de la LMN. Este fenómeno sería paralelo al observado en formas amplexoides de septos continuos con mayor desarrollo de dominios triangulares externos (por ejemplo en *Cania griffithoides*).

-d) *Desarrollo radial*: la disposición radial puede ser conseguida a partir de diferentes desarrollos previos, desde uno pinnado, hasta uno antipinnado. También formas plerophylloides, pentaphylloides y fasciculadas pueden desarrollar secundariamente radialidad, de modo que este tipo de disposición parece universal y corresponde a una situación de desarrollo vertical equilibrado, que acaba por ser la norma en formas disepimentadas.

A la vez también una disposición radial puede observarse en los ápices de muchas formas. Esencialmente es así en *Cyathaxonia*, si bien también es observado localmente en parte de grupos que en general tiene otra evolución (por ejemplo secciones juveniles de ejemplares de *S.? rodriguezi* del tramo 4 en los Santos).

En nuestra colección las formas radiales corresponden principalmente al grupo de *Rotiphyllum*. Otros taxones con un desarrollo radial más o menos simétrico (giro axial) son *Duplostella* con una diferenciación microestructural similar a la de *Soschkineophyllum? rodriguezi* o las formas más evolucionadas de *Saleelasma alta*.

La disposición radial impone pocas restricciones o peculiaridades microestructurales y con este desarrollo aparecen formas de arquitecturas muy diversas. La formación de giro axial (ver *Duplostella fedorowskii*) es una variante de la disposición radial, en donde se produce una asimetría y el centro de la estructura queda desplazado, provocando así el giro de los finales septales.

-e) *Desarrollo antipinnado*: en la introducción al género *Cania* discutimos la validez y extensión del término antipinnado, que esencialmente corresponde a un desarrollo invertido respecto a la concavidad de la inserción en formas pinnadas así como una clara polarización del cáliz, o lo que es lo mismo, una orientación e inclinación calicular fijas.

En el citado género *Cania*, la disposición antipinnada aparece desde las primeras fases de crecimiento, sin embargo secundariamente esta disposición puede ser desarrollada por otro tipo de morfologías, tanto radiales (*Cyathaxonia rushiana*), como plerofiloides (*Ufimia bradbournensis*) o fasciculadas (*Convexiphyllum pilitense*). A su vez sucede que *Cania* puede desarrollar un hábito adulto pseudopinnado (*Cania pinnatum*), lo cual indica que aunque este desarrollo tiene un significado adaptativo, también puede conllevar una tipología de desarrollo genéticamente diferente.

Microestructuralmente, la disposición antipinnada tiene como principal característica, el desarrollo opuesto de los cuadrantes de la región convexa (cuadrantes cardinales) frente a los de la región cóncava (cuadrantes antípoda). La región antípoda se adelgaza mucho más rápidamente y por tanto tiene un menor desarrollo transversal (en algún ejemplar sólo se desarrolla un mesoplasma escaso). En estas regiones antípoda es donde aparece más fácilmente un desarrollo amplexoide, que en muchos casos sólo afecta a estas zonas.

Los cuadrantes cardinales por el contrario alcanzan una gran densidad y dado que la curvatura es convexa hacia el antípoda, acaban formando en la parte más alta del cáliz una fósula cardinal con forma de amígdala.

Estas simetrías y diferentes velocidades de acreción se reflejan claramente en el desarrollo y reparto de las regiones microestructurales, como puede verse en las descripciones de los taxones con este tipo de desarrollo.

-f) *Desarrollo pentafile*: el desarrollo pentaphylloide es similar al desarrollo plerophylloide pero nunca parte de simetrías juveniles pinnadas. Por el contrario las simetrías juveniles siempre parten de regiones apicales anchas y vermiculares basadas en cinco protoseptos principales de los que sólo está ausente en septo antípoda, que sólo aparece en estadios adultos.

Este tipo de desarrollo no conoce las fósulas y es generalmente radial, aunque en algunos casos se produzcan regiones deprimidas y ángulos morfológicos equivalentes.

Microestructuralmente parece corresponderse con la tipología más claramente fibronormal de toda la colección, si bien han sido descritos taxones, tanto en el carbonífero inferior como en el Pérmico, con microestructura lamelar y lamelar en zig-zag. A pesar de esto lo que sí parece evidente es que los mesoplasmas descritos son siempre LMN más o menos diferenciadas.

El ensamblaje de todos estos datos conforman un modelo en el que cada mosaico cristalino observado por nosotros podría ser explicado genéticamente. Este es un trabajo que sólo acabamos de comenzar y la culminación del mismo es la de contemplar la variabilidad de cada asociación dentro de una serie de plexos en los que podamos definir tendencias de cambio y así poder deducir la importancia de unas construcciones respecto a otras (por ejemplo la deducción de que una microestructura a capas es taxonómicamente poco relevante). Los conjuntos parecen indicar que los taxones, en el sentido de especies reales (no morfoespecies), se caracterizan mejor como agrupaciones estadísticas en las que predominan unos caracteres, pero que sin embargo parecen dirigirse en una determinada dirección (este nivel quedará mejor explicado en el capítulo sobre relaciones filogenéticas internas entre los grupos descritos).

Capítulo VIII

Tafonomía

***A) Introducción.-**

Para poder describir las transformaciones sufridas por los fósiles de corales, sus relaciones con el sedimento y los ambientes tafonómicos sucesivos a los que hayan podido verse expuestos, es quizás necesario conocer cómo era originalmente su esqueleto.

A este respecto y dado que los Rugosos son fósiles sin representantes actuales, nos basaremos en la discusión sobre la naturaleza original de los esqueletos coralinos y sus microestructuras, que ha sido incluida en el capítulo de "Justificación de la microestructura".

Muchas veces es difícil establecer qué tipo de observaciones son más cruciales a la hora de proponer una organización, taxonómica o de cualquier otro tipo. De hecho, en cierto modo el estudio de la tafonomía y el estado de conservación de los fósiles estudiados debería ser previo a la deducción de los citados grupos.

Sin embargo, en la práctica, las observaciones e interpretaciones tanto taxonómicas como tafonómicas, se entremezclan y complementan y es difícil establecer una pauta metodológica. En este caso la colocación de este apartado detrás de la discusión taxonómica, se debe principalmente a que resulta más cómodo realizar la exposición, refiriéndonos a taxones y grupos morfológicos concretos, previamente descritos, más aún cuando algunos aspectos del análisis tafonómico se relacionan con los rasgos particulares de cada taxón (capítulo VI) y en otro orden de cosas, con las características de los afloramientos.

En cualquier caso el estudio es precedido por un análisis de los fenómenos alterativos propios del afloramiento, necesario para poder separar los verdaderos procesos tafonómicos de los fósiles estudiados, de los efectos de la meteorización, máxime en unos fósiles que en su mayoría encontramos rodados.

A continuación de este análisis, expondremos los distintos procesos de alteración tafonómica a nivel elemental. Para ello vamos a seguir las ideas y el esquema general propuesto por FERNÁNDEZ LÓPEZ (1997, a y b), aunque adaptándolo a las peculiaridades de nuestro material.

En un segundo apartado, también siguiendo el esquema del citado autor, estudiaremos la incidencia de los procesos descritos y su distribución en nuestras asociaciones, proponiendo al final una caracterización general de los conjuntos y su detallada comparación.

***B) Fenómenos alterativos de afloramiento.-**

***B-1) Introducción.-**

Las marcas que vamos a describir en este apartado implican principalmente, fenómenos de disolución, formación de costras pedogénicas y fragmentación.

En FALCES & RODRÍGUEZ (1993) se describían algunas de estas marcas como fenómenos tafonómicos originales, aunque ya entonces, principalmente las disoluciones y las costras, eran tratadas con precaución, ya que en ningún caso habíamos observado que estuvieran fosilizadas por matriz sedimentaria o por algún epibionte (la condición de rodados, hacía posible que las citadas marcas pudieran ser originales y que la matriz sencillamente hubiera desaparecido).

Una de las cuestiones más confusa era la distribución heterogénea de las alteraciones, pues pensábamos que todos los fósiles rodados deberían haber sufrido con la misma intensidad los citados fenómenos si éstos hubieran sido de afloramiento. Otras observaciones, como algunos

casos en los que una costra afecta a una faceta o viceversa, también eran motivo de confusión.

El error de tal planteamiento consiste en considerar que la importancia del desenterramiento actual no es comparable a la del desenterramiento tafonómico. Sin embargo la complejidad que podemos encontrar en casos como los que describiremos en las páginas siguientes, nos indica que esto no es así y que sin duda la correcta observación e interpretación de los citados fenómenos es crucial y por supuesto debe formar parte por derecho propio de la descripción tafonómica general.

***B-2) Facetas. -**

La ausencia de partes esqueléticas en los fósiles estudiados, es relacionable por su morfología, con erosiones más que con roturas. En la mayor parte de los casos, dichas marcas están caracterizadas por bordes sinuosos y redondeados, típicos de un fenómeno de disolución e incluso en algunos casos estas facetas serían incompatibles con una abrasión mecánica, ya que presentan bordes y tendencia a la concavidad (lám. XXXIV-C).

No siempre las facetas son claramente cóncavas y sinuosas, existiendo casos más planos, homogéneos y sin bordes, en los que no podemos descartar cierta influencia abrasiva (XXXIV-B).

Por otro lado el proceso es muy intenso en algunos afloramientos, estando prácticamente ausente en otros. Más en concreto, las facetas no atribuibles a fragmentación (es decir aquellas "caras" que no son superficies angulosas típicas de una rotura) tienen el siguiente orden de abundancia por afloramientos (de mayor a menor): Las Pilitas II, Las Pilitas I, La Alameda, nivel 10 de la Sierra de la Estrella, Sierra Cabrera, ejemplares rodados de Cerro Armeña y nivel 18 de la Sierra de la Estrella.

Los demás afloramientos o bien tienen pocos ejemplares como puede ser La Caridad, o bien provienen directamente de la matriz, como son los casos de los niveles 14' y 14" de Sierra de la Estrella, El Couce y Mogotes-4. En estos últimos ejemplos las facetas observadas (salvo excepciones que comentaremos en otros apartados) suelen corresponder a las partes expuestas de los corales, por lo demás inmersos en la roca.

La interpretación se complica un poco si consideramos la posibilidad de fenómenos bioestratinómicos de transporte y más todavía, fenómenos de estilolitización. Las posibles facetas producidas por transporte podrían constituir zonas preferentes para la formación posterior de una región estilolítica, que de este modo las enmascararía. Dichas facetas, retocadas bajo condiciones de disolución bajo presión, pueden ser a su vez retocadas y enmascaradas por las facetas posteriores de afloramiento, duplicando así la dificultad de reconocer facetas erosivas originales.

***B-3) Costras. -**

Las estructuras que denominamos costras, consisten en recubrimientos parciales de la superficie externa de los ejemplares, con capas de carbonato blanquecino y poroso. Este carbonato produce, muchas veces, la sensación de tener estructura concéntrica, y engloba componentes que no corresponden a la matriz original del sedimento. Por el contrario, es raro observar componentes propios de la citada matriz, como pudieran ser bioclastos reconocibles o micrita de colores similares (lám XXXIV-A).

Estas costras o "caliches" aparecen en muchos casos contrapuestas a facetas, de modo que en una cara del fósil tenemos la costra y en la contraria, la faceta (XXXIV-A). Hay sin embargo, como decíamos más arriba, casos más complejos, en los que una faceta está cubierta por caliche e incluso, que dos facetas en el mismo ejemplar son cubiertas por caliche o un caliche aparece facetado.

En las primeras recogidas de muestras, no prestamos atención a la orientación de la faceta o el caliche respecto a la superficie del afloramiento. Más tarde, cuando surgió la observación y la necesidad de una interpretación, tuvimos que volver a buscar más ejemplares, sin embargo ahora ya ambos fenómenos eran más difíciles de observar en los nuevos ejemplares recogidos en afloramientos de Los Santos, pues éstos estaban recién exhumados.

Con el hallazgo de corales abundantes en La Sierra de La Estrella, en donde además la aparición de caliches resultó estar más generalizada, pudimos comprobar, que el caliche aparecía con mayor frecuencia en la parte próxima al suelo y la faceta en la parte más expuesta a la intemperie.

Estos caliches están por supuesto completamente ausentes de los ejemplares obtenidos *in situ* tanto en marga como en caliza, mientras que en el resto de los ejemplares, jamás aparece recubierto por matriz sedimentaria. Otro carácter de estas costras carbonáticas consiste en que muchas veces parece asociarse a alteración superficial del carbonato de los corales, como si en cierto modo implicara una disolución incipiente y la sustitución por más material *calichificado*, fenómeno típicamente observable en las regiones apicales de los corales.

***B-4) Fragmentación.-**

Este apartado es de los de más delicada interpretación, ya que sin duda y como intentaremos mostrar, es inevitable confundir posibles casos de fragmentación original con fragmentación subaérea actual.

Muchos de los ejemplares consisten en fragmentos más o menos incompletos. En FALCES & RODRÍGUEZ (1993) la interpretación fue sencilla, asumiendo que la mayor parte de dichos fragmentos estaban producidos por los fenómenos tafonómicos originales y deduciendo por ello una caracterización del transporte sufrido.

De aquel análisis destaca algún dato respecto a lo que ahora nos interesa. Las partes peor conservadas siempre parecían ser apicales, sin embargo en nuestra opinión las partes más delicadas y a buen seguro poco o nada resistentes al transporte, son los bordes de los cálices, que en este tipo de corales son en general profundos y sin embargo muestran un alto porcentaje de conservación.

Por otro lado, algunos de los taxones descritos han mostrado cierta facilidad especial y peculiar a la rotura, tanto en el porcentaje alto de fragmentos recogidos, como en su fragilidad al ser cortados en el laboratorio. Esta característica es típica por ejemplo de *Amplexizaphrentis? hispanica* sp. nov. y a buen seguro proviene, como ya expusimos en la descripción del material, de la estructura extremadamente compacta de los ejemplares, con la excepción de un hueco fosular muy profundo, que facilita la citada rotura y la producción de fragmentos normalmente correspondientes a mitades longitudinales (ver esquemas de formas externas de la citada especie, fig. 100).

Otro hecho significativo ha consistido en la suerte de haber podido recoger algún ejemplar partido y un poco más abajo en el afloramiento, su mitad correspondiente (es decir que la fragmentación se había producido allí mismo) o el caso más general de ejemplares que al ser separados de su matriz se fragmentaban de forma espontánea en la mano.

Todo ello parece indicar que el proceso de desenterramiento natural libera tensiones que producen ejemplares partidos y la posibilidad de todo tipo de fragmentos que no implican una fragmentación original por transporte.

Los fragmentos producidos en afloramiento, podrían ser teóricamente bien distinguidos de aquellos que son originales. Dichos fragmentos deberían tener una superficie limpia y de borde claramente anguloso. Esto sucede en casos en los que la fragmentación es reciente, sin

embargo cuando el fósil roto comienza a ser facetado por disolución y/o abrasión, o encostrado por caliches y líquenes, resulta complicado decidir si dicha fragmentación era original o bien actual.

***B-5) Rubefacción.-**

Un escaso porcentaje de ejemplares rodados encontrados en todos los afloramientos presentan un aspecto más alterado. Suelen carecer de muralla externa o sólo la conservan parcialmente. El relleno de los huecos tanto en el cáliz como por debajo del mismo, aparecen de color rojo (lám. X-8, ejemplar CA/24-1 de *Convexiphyllum pilitense*). Este color es interpretado como el propio de un fenómeno de oxidación de los componentes ferruginosos de la matriz y los cementos, y suele relacionarse con silicificación en los bordes externos de las partes esqueléticas.

La relación entre esta oxidación y la silicificación que suelen presentar estos ejemplares no es del todo evidente. Dicha silicificación es un fenómeno diagenético (ver apartado correspondiente), sin embargo interpretamos la rubefacción como un fenómeno de pedogénesis observable en los ejemplares que probablemente llevan más tiempo expuestos a la intemperie.

Esta conclusión se basa en el aspecto en lámina delgada de las zonas enrojecidas, en las que no se observan cambios texturales apreciables y sí una tinción superficial de los cristales tanto de la matriz como de los cementos (lám. X-8). Por supuesto esta alteración se verá favorecida por matrices que ya de por sí sean altamente ferruginosas.

La relación entre ambos fenómenos (uno tafonómico y otro de afloramiento) nos parece que puede ser la siguiente:

- a) Dado que la sílice de borde (ver apartado C-11-6) que afecta a la muralla externa no llega a tener una distribución completamente homogénea, la disolución afecta al carbonato restante, lo que provoca la formación de isletas de sílice que acaban por desprenderse. Así, aunque la sílice desaparece, no se formarán facetas si no una pérdida homogénea de la muralla externa.
- b) Según sea la intensidad de la silicificación externa el proceso será más o menos lento, de modo que se puede asegurar que los corales con la muralla totalmente disuelta llevan mucho más tiempo expuestos que cualquier otro resto.
- c) La silicificación suele ir asociada con la removilización de los opacos de la matriz y de las regiones esqueléticas. El efecto protector de la sílice permite que la alteración subaérea oxide dichos compuestos antes de que el coral sea completamente disuelto, dándoles finalmente su aspecto rubefactado.

***B-6) Perforación.-**

Muchos ejemplares aparecen en lámina delgada con los bordes perforados. En la mayoría de los casos dichas perforaciones son originales y serán descritas en otro apartado. Sin embargo en algunos casos, las perforaciones están completamente huecas y con una distribución y morfología peculiar, formando alineaciones de pequeñas cámaras huecas, que parecen ser producidas por actividad fúngica propia de ambientes húmedos y oscuros (lám. XXXIV-D).

Esta interpretación está basada en observaciones sobre los ejemplares de Los Santos y de otras localidades estudiados por el Doctor J. RINKLEFF en la Universidad de Tübingen y que traje a Madrid para hacer láminas delgadas y estudiarlos con mayor profundidad. Este material estaba atacado por dichas perforaciones, siendo corriente que las mismas aparecieran incluso en la parte central de los cortes realizados en Alemania, indicándonos que estas marcas son actuales. Dado que este material se conservaba en un almacén húmedo y sin iluminación exterior, se deduce que el organismo que lo produjo debe ser fúngico.

***B-7 Interpretación de las observaciones sobre los procesos de afloramiento.-**

Según las nuevas observaciones realizadas después de las dudas surgidas tras el análisis tafonómico en FALCES & RODRÍGUEZ (1993), principalmente la comprobación de la total ausencia de estos fenómenos en ejemplares incluidos en la roca (tanto facetas redondeadas, como costras o como fragmentación angulosa), parecen evidentes las siguientes conclusiones:

Excepto algunos casos que comentaremos en otro apartado, la mayor parte de las facetas son producidas por un fenómeno de disolución subaéreo, debido principalmente a agua de lluvia (facetas más pasivas, al cabo más redondeadas y profundas) y a veces retocado por una ligera abrasión, quizás en aquellos ejemplares situados en zonas del afloramiento más inestables o con un aporte de agua más regular (regueros, etc).

Las primeras facetas se producirían en ejemplares aún anclados en su matriz y su intensidad y profundidad podría depender por un lado de la competencia de la citada matriz (es decir su mayor o menor disgregabilidad debida a su mayor o menor cementación) y por otro, de la situación topográfica dentro del afloramiento (mayor o menor pendiente), sin contar las posibles superficies desgastadas de formación anterior (facetas erosivas, estilolitos) que puedan servir de base para el avance del proceso.

Así, algunos ejemplares, incluidos en caliza perfectamente cementada y dura son disueltos por completo antes que quedar libres, mientras que otros, provenientes de una marga muy arenosa y escasamente cementada, pasan a ser rodados con mayor facilidad y pueden no mostrar señales de disolución si son recogidos poco tiempo después de su exhumación.

En afloramientos o regiones de afloramientos con poca pendiente, los movimientos de los fósiles exhumados son de escaso recorrido, e incluso pueden consistir en un simple volteo. Cuando el fósil sale de su posición original, la primera faceta, en el caso de que ésta haya llegado a formarse, queda contra el suelo y es entonces, en el caso de que la nueva posición sea de equilibrio (por ejemplo, semienterrada entre el lodo de escorrentía) en el que comenzaría a formarse en la región inferior la costra pedogénica, y en la región expuesta una nueva faceta.

En afloramientos de niveles margosos poco competentes y con una mayor pendiente se facilita una escasa formación de facetas de disolución (ya que no hay posiciones estables) y sin embargo la misma intensidad de formación de costras pedogénicas que parecen afectar a los fósiles en zonas de mayor lavado y circulación (los corales sueltos en los regueros de escorrentía pueden actuar como focos de formación de carbonato pedogénico).

Estas ideas son coherentes con el hecho de que las Pilitas II, que es el afloramiento con menos pendiente, sean más abundantes y complejas las facetas y que sin embargo en el nivel 18 de la Sierra de la Estrella, el afloramiento con mayor pendiente y de matriz menos competente, las facetas sean tan escasas.

La fragmentación debida a la descompresión propia de la exhumación puede seguir planos provocados por la misma estructura del coral (ejemplo de *Amplexizaphrentis? hispanica*) o bien por las fracturas producidas por la tectónica previa en los corales y que muy bien puede ser transversal a su longitud. La fragmentación de este origen ayuda a una mayor y más compleja distribución de los fragmentos de corales por el afloramiento y puede ser en gran parte responsable de la pérdida de muchas regiones apicales, más fácilmente transportables y/o eliminadas por disolución.

Esta idea concuerda con la observación comentada al principio del apartado respecto a ejemplares rodados, según la cual, la persistencia de ápices es más escasa que la de bordes caliculares completos, que sin embargo son más delicados frente al transporte. Además, el hecho de que en los ejemplares obtenidos *in situ* la mayoría de los casos los ápices están más o menos completos, apoyaría la hipótesis.

Los casos más complejos en los que observamos varios procesos consecutivos, indican en cierto modo que el tiempo de elaboración sobre la superficie de exhumación actual ha sido mayor y más accidentado.

Por último, la heterogeneidad en el estado de alteración de los distintos ejemplares provenientes del mismo afloramiento, indican por un lado y en el mismo sentido que en el caso anterior, que el tiempo de alteración actual ha sido mayor en los ejemplares más complejos (es decir que llevan más tiempo desenterrados) y por otro lado, las condiciones peculiares de la topografía de su afloramiento y las características de su matriz.

De este modo los ejemplares recogidos más recientemente tienen menos posibilidades de presentar alteración de afloramiento, ya que se supone que en la mayoría de los casos corresponderán a ejemplares recientemente exhumados por la erosión (los demás ya habrían sido recogidos).

***C) Procesos de alteración tafonómica, nivel elemental -**

***C-1) *Introducción* -**

Desde antiguo es conocido y muy utilizado el valor de indicador paleoecológico de las diferentes asociaciones de corales rugosos, ya sea de formas coloniales más o menos arrecifales, formas solitarias y coloniales con disepimientos o asociaciones de solitarios sin disepimientos (ver clasificación de HILL, 1981). En organismos sésiles y muy sensibles a los cambios de facies como son los corales, estas divisiones parece que pueden ser bastante características. Sin embargo la experiencia de interpretaciones erróneas en otros grupos fósiles, como es el caso más familiar de los ammonoideos (ver FERNÁNDEZ LÓPEZ, 1997a, b y c), demuestran la necesidad de realizar un estudio del estado de conservación antes de asignar valores paleoecológicos estándar.

El estudio de los diferentes procesos de alteración tafonómica observados en corales, nos indican por un lado rasgos generales que podemos considerar típicos en sus estados de conservación y por otro, diferencias más o menos acusadas en la incidencia y distribución de los procesos, que al cabo indican historias tafonómicas y paleoambientes diferentes. Esto puede enriquecer considerablemente las posibilidades de interpretación paleoecológica y contribuye a la comprensión tanto de la sedimentología como de la biocronología de los estratos fosilíferos estudiados.

Recientemente son varios los trabajos en los que se ha analizado la correlación entre medios sedimentarios conocidos y determinadas asociaciones taxonómicas (VUILLEMIN, 1986, RODRÍGUEZ & KULLMAN, 1994, RODRÍGUEZ & FALCES, 1993 o RINKLEFF, 1994). En estos trabajos se realiza una correlación directa, sin describir los estados de conservación y las características tafonómicas de las asociaciones estudiadas, asumiendo que la interpretación sedimentológica del nivel o niveles que las contienen, debe ser la misma que la de la asociación.

Por otro lado existen también trabajos en los que el estudio tafonómico detallado de una asociación o sucesión de asociaciones, contribuye directamente a la interpretación sedimentológica de los niveles que las contienen (ver HUBBARD, 1970, ELIAS, 1981, 1982, RODRÍGUEZ, FALCES & COZAR, 1997).

En nuestra opinión actual, el estudio tafonómico debe ser previo a la interpretación de su valor paleoecológico, más aún en conjuntos de ejemplares rodados. Dicho estudio tafonómico va a poder discriminar el grado de mezcla y la distinción de posibles conjuntos originalmente provenientes de poblaciones diferentes.

***C-2) Ubicación.-**

Como ha quedado expuesto en apartados anteriores, a saber, en la descripción del material de cada taxón o en el apartado anterior sobre los procesos alterativos de afloramiento, la mayor parte de los ejemplares estudiados son rodados y provienen del Viseense superior (algunos ejemplares son namurienses) de una docena de afloramientos distribuidos en dos cuencas carboníferas diferentes (Los Santos y Guadiato), ambas pertenecientes al sector septentrional de Ossa-Morena.

A pesar de todo, un pequeño porcentaje de los ejemplares provenientes de niveles margosos disgregables, principales productores de fósiles rodados, fueron recogidos *in situ* (El Couce), porcentaje que completa los ejemplares obtenidos de niveles duros también *in situ* (Mogotes-4 y Sierra de la Estrella niveles 14', 14", 15' y 24) o los pocos ejemplares obtenidos *in situ* también, picando en las pizarras de la unidad 7 (unidad clástica superior) de Los Santos de Maimona.

***C-3) Determinación tafonómica.-**

De todos ellos, que son en general restos transformados, sólo los últimos (los provenientes de los niveles pizarrosos de la unidad 7) presentan una conservación diferente a los demás, en la que sólo contamos con moldes externos e internos (cavidad calicular), ya que las partes esqueléticas de carbonato se han disuelto y sólo resta de las mismas una película ferruginosa, además del hueco, por cuya morfología podemos en algún caso reconocer aún el género al que pertenecen (ver más adelante apartado sobre disolución).

***C-4) Determinación anatómica y paleoecológica.-**

Los fósiles estudiados se corresponden con los exoesqueletos segregados por pólipos solitarios. La forma general es la de un cono invertido y curvo, de superficie externa arrugada y en general una cavidad en la parte más abierta del cono (cáliz) rellena por sedimento. El resto del interior del fósil suele tener una estructura compacta, en general debida a elementos esqueléticos y en menor medida (dependiendo también de la especie considerada) a la cementación de los huecos entre los citados elementos, que para formas sin disepimentos es bastante completa ya que el número y variedad de huecos intraesqueléticos es mucho menor que en otros tipos de corales.

Las dimensiones aproximadas de la mayoría de los ejemplares varían entre 15 y 40mm de longitud máxima y 12-16mm de diámetro máximo. Ambos valores son estimaciones medias propias de las poblaciones estudiadas, aunque solitarios sin disepimentos de otros afloramientos y edades pueden ser considerados en general algo más pequeños y con una mayor variedad de formas.

Los organismos originales a los que corresponden estos fósiles, son comparables en su paleoecología general a los corales solitarios actuales (principalmente se les compara con corales ahermatípicos, habitantes de zonas de aguas frías, poco iluminadas y profundas). Son considerados suspensívoros, sésiles y semi-infaunales y suelen estar asociados a sedimentos margosos, que indican en general un alto grado de turbidez en el medio de sedimentación (HILL, 1981).

***C-5) Estadios de desarrollo que suelen estar representados.-**

Una discusión sobre los posibles estadios ontogénicos representados en las diferentes especies ha sido realizada en la descripción de cada una de ellas en particular. En general diremos que determinar el estadio ontogénico ha resultado complejo, dada la gran variabilidad morfológica descrita. Los criterios más utilizados han sido el desarrollo de septos menores y

tábulas dentro del conjunto de cada especie, así como el desarrollo de disposiciones de madurez peculiares en cada grupo (diferenciación septal, apertura axial, etc.), entre ellas, especialmente el desarrollo de crenulación (ver cap. V y VIII-E). En menor medida se considera también el tamaño relativo y el número septal, aunque la variabilidad en estos datos es muy importante y los hace menos fiables.

La representación de estadios ontogénicos juveniles como individuos completos (es decir, no datos ontogénicos de cortes) es escasa, e incluso, en el caso de los ejemplares o bien de menor tamaño o bien de un desarrollo morfológico menor, cabe siempre suponer la posibilidad de que sean formas indiferenciadas o enanas, más que verdaderos juveniles (ver discusiones en *Sochkineophyllum? rodriguezi* o también en *Zaphrentites* spp.).

La ausencia de dichas formas (estados bréfico, neánico y comienzos del estadio efébico) en las poblaciones de solitarios sin disepimentos es bastante corriente. La razón puede ser, como decíamos en un apartado anterior o bien un defecto en el muestreo, o bien pérdida de estas formas tanto en las poblaciones de ejemplares rodados (son más fácilmente arrastables y alterables por su tamaño en el propio afloramiento), como por causas biestratinómicas (transporte selectivo) o diagenéticas (disolución bajo presión).

Dado que el muestreo ha sido exhaustivo (ver apartado de metodología) pensamos que las causas de esta ausencia pueden ser de otro tipo. Sin duda la alteración de afloramiento puede ser más efectiva en cuanto a la eliminación completa de un fósil, en ejemplares de menor tamaño, principalmente en lo que se refiere a los procesos de disolución (la disolución aumenta su efectividad cuanto menor es el tamaño del resto, ver FERNÁNDEZ LÓPEZ, 1997a) y formación de costras pedogénicas. Esto mismo vale para la disolución bajo presión muy abundante durante la compactación diagenética y productora de estilolitos de gran desarrollo. Por otro lado y por razones similares, los procesos tafonómicos de transporte que explicaremos en un próximo apartado han podido intervenir en algún caso en la eliminación de los citados ejemplares.

***C-6) Composición.-**

La composición actual de los restos transformados de corales, observados por nosotros, consiste básicamente en:

- Calcita baja en magnesio, en las zonas esqueléticas y en la mayor parte de los cementos intraesqueléticos.

- Marga más o menos carbonatada y ferruginosa, con diferentes tipos de clastos (bioclastos y detríticos) y por tanto de tamaño de grano variable, en la matriz sedimentaria que rellena los cálices.

Tanto las partes esqueléticas como la matriz o los cementos presentan sustituciones parciales por sílice con diferentes texturas.

La dolomita, aunque más escasa, también aparece asociada a las silicificaciones y puede ser el material original que dio lugar a los mosaicos de rombos calcíticos que observamos en lugar de la matriz de muchos rellenos caliculares.

A excepción de los moldes internos y externos de los ejemplares encontrados en las pizarras de la unidad 7 de Los Santos (cuyos moldes están recubiertos con una pátina ferruginosa limonitizada, lám. XXXVII-J) los corales estudiados no presentan una mayor variedad de fases minerales en su composición.

Sobre la composición original de estos restos transformados hemos discutido ya ampliamente en la exposición del capítulo sobre la Justificación de la Microestructura y por tanto remitimos al mismo para una discusión más profunda; aquí sólo recordaremos que existen varios tipos de evidencias que en nuestra opinión demuestran que tanto la mineralogía de calcita baja

en magnesio de las partes esqueléticas, como la organización microestructural de los elementos cristalinos que forman los restos transformados responden claramente a una organización original sólo ligeramente transformada. Dichas transformaciones pueden ser distinguidas y constituyen gran parte de las observaciones que incluimos en este capítulo.

***C-7) Anomalías esqueléticas producidas en vida. Patologías y adaptaciones al sustrato.-**

Ambos tipos de procesos dan como resultado deformaciones en la conformación normal del esqueleto, que se verifican en vida del organismo y por tanto corresponden más a un análisis paleobiológico, aunque consideramos conveniente incluirlas aquí, junto a los fenómenos bioestratinómicos, dada su íntima relación.

En el caso de que este tipo de procesos estén más o menos generalizados en los ejemplares de un mismo nivel, su estudio puede aportarnos datos de importancia para la reconstrucción paleoambiental, o incluso aportar argumentos de importancia en la clasificación (ver el caso de las alteraciones apicales en *Saleelasma alta*).

***C-7-1) Crecimientos patológicos.-**

En cuanto a los crecimientos patológicos detectados podemos distinguir en principio cuatro tipos principales:

- a) necrosis.
- b) crecimiento anormal de partes esqueléticas.
- c) deformaciones patológicas.
- d) roturas.

***7-1-1) Necrosis.-** Las necrosis detectadas son casos aislados aunque más corrientes en determinados taxones, precisamente por el tipo de crecimiento de su marginario, por ejemplo en el grupo de *Rotiphyllum* o en *Rylstonia*, ambos con procesos de rejuvenecimiento periférico. Las interrupciones son murales, mostrando una parte externa plana y una región deformada en la zona más interna, que se corresponde con el borde patológico (ver fig. XXIV-10 ó XXVI-6b)

Estas deformaciones murales provocan una reorganización en la microestructura que ha sido utilizada como un criterio de datación para la formación de la misma (FALCES, 1997).

Interpretamos que estas deformaciones se deben a necrosamientos por invasiones parciales de sedimento en la región periférica, que el coral se ve incapacitado para evacuar (ver FALCES, 1997 ó también ciertas estructuras en formas amplexoides del Carbonífero superior de Ribadesella en RODRÍGUEZ, FALCES & CÓZAR, 1997).

***7-1-2) Crecimiento anormal de partes esqueléticas.-** Los crecimientos anormales de partes esqueléticas son fenómenos aislados y patológicos. En general consisten en ausencia, adición o desarrollo atípico de elementos esqueléticos normales.

Las ausencias más corrientes consisten en la pérdida de uno de los septos menores adyacente al septo antípoda, hecho que se repite en unos 8 ejemplares de diferentes especies en las dos cuencas (ver fig. 96-6b). Como ausencia parcial también pueden ser consideradas las dediferenciaciones (término acuñado por HUDSON & PLATT, 1928) observadas en *Rylstonia*. Dichas dediferenciaciones consisten en la retirada momentánea de la columnilla axial, que más tarde vuelve a desarrollarse (ver fig. 58-5d).

Las adiciones se observan por lo general como aparición de elementos casi siempre septales en zonas incoherentes en general asociados a fenómenos de gerontismo y crenulación avanzada como los que citamos más adelante.

Los desarrollos atípicos consisten en la conformación interna anormal de elementos

esqueléticos cuyo contorno externo se mantiene. Ejemplos notables son los casos de columnillas irregulares observadas en el plexo de *Cyathaxonia* (ver fig 21-C.).

Otros desarrollos atípicos están relacionados con gerontismos o teratologías. Los gerontismos (estructuras propias de ejemplares "viejos", ver HUDSON, 1943) dan lugar a la aparición de irregularidades en los bordes esqueléticos, algunas de las veces como tubérculos o carenas desordenados (ver lám XXIX-5b). Sin embargo los elementos vesiculares observados en determinadas regiones del tabulario de las formas gigantes de *Convexiphyllum* (ver lám. XI-1b) son considerados más bien como productos teratológicos por su relación con el gran tamaño que alcanzan dichas formas. En ambos casos, estos desarrollos van asociados a procesos de crenulación microestructural avanzada (fig. 56-1 y 2).

Un caso especial de alteración en la estructura normal de los elementos esqueléticos es el que hemos descrito para la especie *Saleelasma alta* y que hemos denominado "alteraciones apicales", pues afecta principalmente a los mismos, principalmente en sus zonas periféricas (ver lám. XXII). Estas alteraciones apicales son comunes a casi todos los ejemplares de la especie. Las conclusiones e hipótesis propuestas indican que el fenómeno de las alteraciones apicales no puede definirse exactamente como una patología, e incluso existe la posibilidad que sea un fenómeno generalizado para otras especies cercanas, dentro del plexo de *Saleelasma-Weyerelasma* (ver discusión de la especie).

***7-1-3) Deformaciones patológicas.-** Con deformaciones patológicas nos referimos a la pérdida de la morfología y construcción de los elementos normales como septos u otros por algún tipo de fenómeno patológico, de modo que queda afectada toda la estructura del ejemplar.

Así sucede con varios ejemplares de nuestros afloramientos (ver lám. XXV-2c). Estos casos muestran una notable pérdida de la estructuración original, que puede afectar durante toda la ontogenia o aparecer solamente durante una parte de la misma. Estos ejemplos, así como otros observables principalmente en varios ejemplares del plexo de *Rotiphyllum*, pudieran tener que ver con casos de rejuvenecimiento extremo (y quizás necrosis asociada), en el que el coral pierde más o menos momentáneamente su estructura, al variar el tamaño del cáliz.

Otros casos de desestructuración patológica pueden ser los citados para algunos ejemplares del género *Cania* (ver fig. 30-1). La patología consiste en la pérdida de los límites entre los elementos morfológicos, que sólo llegan a ser discernibles a duras penas con nícoles cruzados (para una explicación más detallada ver las discusiones de este género).

***7-1-4) Roturas singenéticas.-** En el caso de las roturas nos estamos refiriendo por supuesto a roturas singenéticas producidas en vida del coral. Este tipo de fenómenos son difíciles de observar y de comprobar y nosotros en realidad sólo podemos reconocer un caso. En el ejemplar SSE/18-14 (para una descripción más detallada ver FALCES, 1997), perteneciente al grupo de *Ufimia bradbournensis* (*U. sp. 3*), observamos un final septal roto, quizás algún tipo de mordisco de un posible predador, que ha sido reparado por el propio pólipos. Sólo en estos casos de autoreparación podremos comprobar que algunas de las roturas observables sucedieron realmente en vida del coral (lám. XXVIII-8c).

***C-7-2) Adaptaciones al sustrato o xenomorfismos.-**

Dentro de las adaptaciones a un sustrato o xenomorfismos, distinguimos entre *embeddings* (en el sentido de BROOMLEY, 1970), que son adaptaciones en el crecimiento por la existencia de un comensal, o bien xenomorfismos propiamente dichos, que serían deformaciones y expansiones esqueléticas relacionadas con la fijación y adaptación del organismo sobre un

fondo (hábito de vida fixosesil, según NEUMANN, 1988).

Los casos de *embeddings* como los otros fenómenos descritos con anterioridad, sólo se observan esporádicamente y suelen consistir en adaptaciones del tejido esquelético de cualquier región del coral, envolviendo algún tipo de cavidad tubular. En todos los casos observados, los comensales ocupaban un tubo del que sólo conocemos una salida (ver discusión en FALCES, 1997). El entramado microestructural se adapta perfectamente a la cavidad, sin que se observen bordes de carácter perforante en la misma.

Existe sin embargo una excepción, donde el carácter es mixto (parte perforante, parte envolvente): los ejemplares del nivel 15' de la Sierra de la Estrella, asociados al desarrollo de una colonia cilíndrica de *Michelinia* (dichos bordes mixtos son corrientes en relación con colonias de michelinomorfos, ver PLUSQUELLEC et al., 1992). Los ejemplares asociados a la citada colonia, muestran xenomorfismos así como procesos de perforación-embedding, quizás en relación con comensales de cuerpo blando (ver lám. XXXIV-N).

Un situación algo peculiar y diferente a lo anterior, se observa en el ejemplar LAI-34 perteneciente a *Zaphrentes* grupo F, (lám. XXXVI-F). En este caso la región afectada ocupa la mitad superior de la región axial del coral. La secreción esquelética reacciona retrayéndose hasta la mitad de su radio mientras que en la región axial sólo observamos relleno sedimentario con silicificaciones (ver más adelante apartado correspondiente).

Dado que las estructuras esqueléticas no sufren rotura y su crecimiento se adapta al volumen del citado relleno pensamos que éste estaba en esa posición en vida del coral. Pudiera ser que la oquedad fuera forzada por el desarrollo de un organismo comensal que ocupó el eje y no acabó con la vida del pólipo. Una relación calicular similar ha sido descrita entre un bivalvo mitylido y un solitario escleractinio de fondo blando (ver SAVAZZI, 1982), sin embargo en nuestro caso no observamos ningún resto o forma reconocible del organismo productor.

En otro orden de cosas y al contrario que la escasez de otros fenómenos descritos hasta ahora, las adaptaciones al sustrato son localmente abundantes. Esto sucede así en las formas recogidas *in situ* en el nivel oolítico 14' de la Sierra de la Estrella (ver *Cania pinnata*, lám V). Practicamente todos los ejemplares de este nivel muestran crecimientos deformados y desarrollo de expansiones, que se adaptan con nitidez al fondo oolítico o bien sobre algún otro clasto de mayor tamaño (en general otro coral).

En otros afloramientos aparecen también ejemplares que desarrollan estas estructuras, sin embargo en ningún caso alcanzan, al igual que el resto de procesos tratados en este apartado, una importancia notable.

***C-8) Epifauna y bioerosión.-**

***C-8-1) Descripción general.-**

Consideramos epifauna a todos los fósiles que se formaron en un momento u otro sobre la superficie del coral sin intervenir en su crecimiento, bien porque aunque se instalaran en vida lo hicieron sobre regiones del coral ya abandonadas (epibiontes), o bien porque la colonización tuvo lugar sobre restos muertos (epilitos). En este sentido tanto los organismos incrustantes como los perforantes pueden ser considerados epifauna y esta es la razón de incluirlos en el mismo epígrafe.

El caso de indicaciones sobre organismos claramente epibiontes es tan escasa como los fenómenos singenéticos descritos en el apartado anterior. Hay sin embargo algunos casos notables, como las colonias de tabulados desarrolladas sobre dos formas cilíndricas de *R. aff. rushianum* (ver fig. 91). En la forma enana, la colonia es probablemente de un aulopórido, mientras que en la forma gigante, la colonia es de michelinomorfo. Quizás la aparición de estas

colonias en el comienzo de la región cilíndrica pueda tener que ver con el desarrollo del citado hábito. Esto significaría que su instalación tuvo lugar en vida del coral (ver interpretación en la descripción de *Rotiphyllum* aff. *rushmanum*), hipótesis apoyada por la distribución de las microperforaciones, presentes en el lado libre y sin embargo ausentes entre el tabulado y el rugoso.

Una relación aparentemente similar a la anterior (ver lám. XXXI-11 *Amplexizaphrentis? hispanica*), es sin embargo perteneciente a la categoría de epilito, ya que el rugoso está reelaborado (incoherencia del relleno del rugoso respecto a la matriz, con alto grado de perforación, mientras que el tabulado no está perforado y presenta relleno coherente).

Más corrientes son los fenómenos de perforación biogénica. En FALCES & RODRÍGUEZ (1993) y FALCES (1997) se hace un estudio de las diferentes perforaciones que afectan a los corales estudiados y su interpretación. En FALCES (1997) se describen tres tipos principales de perforaciones: microperforaciones asignadas a actividad algal (talofitas), mesoperforaciones asignadas al icnogénero *Conchotrema* y perforaciones de un mayor tamaño incluidas en el icnogénero *Trypanites*.

De estas tres tipologías la primera es con mucho la más extendida. Las otras dos aparecen esporádicamente, desarrollándose sin embargo con profusión en los 5 únicos ejemplares recogidos en la base de la columna del Cerro de los Santos (ver figs. en *Maimonella lamellatum*), correspondiente a la unidad 1 de la cuenca de los Santos de Maimona. Es de señalar que en dichos ejemplares no aparecen microperforaciones.

**C-8-2) Microperforación.-*

Las microperforaciones de talofitas muestran conductos superficiales. Dichos conductos son simples (no describen una red jerarquizada), aunque en algunos casos se observen bifurcaciones. En el entramado no hay cavidades con morfologías peculiares y como mucho lo que llega a producirse es la coalescencia de varias perforaciones que se cruzan, dando lugar a cavidades de mayor tamaño (lám XXXIV-G).

La intensidad de la microperforación observada es muy variable. Podemos tener zonas con perforaciones distinguibles y de trazo nítido, hasta regiones intensamente perforadas en las que las galerías han coalescido de tal modo que, al menos externamente, llegan a formar una corteza de micritización alrededor del ejemplar (figura anterior).

A mayor escala, los bordes no recristalizados de las perforaciones respecto a los elementos de la microestructura no son totalmente lisos. A pesar de todo, estos bordes son más netos en tejido microfibroso (ver lám. XXXIV-K) que en tejido lamelar (ver FALCES, 1997), quizás debido a que el tamaño de las citadas fibras es más pequeño, indicándonos que la fábrica esquelética controla el trazo de los bordes (ver GOLUBIC *et al.*, 1975).

En FALCES (1997), se hace una revisión de las posibles interpretaciones y valor paleoambiental de las microperforaciones, su relación con la profundidad y con el tiempo de exposición bioestratigráfica.

Las perforaciones pueden desarrollarse más o menos intensamente, penetrar más o menos profundamente en la muralla externa y llegar o no a desarrollarse en el interior del cáliz. Estas variaciones dan cuenta de dos circunstancias:

- Iluminación (y por tanto profundidad), dado que las perforaciones están interpretadas como producto de la actividad de algas talofitas (ver GOLUBIC *et al.*, 1975).
- Tiempo de exposición a la alteración bioestratigráfica, referido principalmente al patrón de distribución de la misma.

El estudio de la distribución de las perforaciones podría aportarnos datos muy importantes sobre el estado de remoción de las asociaciones (sobre este modo de análisis, ver SANDO, 1984). Más en concreto:

- Una infectación que desarrolla perforaciones con una mayor profundidad en la muralla externa indicaría una mayor iluminación en el medio.

- Infectaciones muy homogéneas por toda la superficie externa del coral indican remoción (resedimentación y/o reelaboración), ya que el ejemplar ha tenido que ser movido para ser afectado en toda su superficie, así como un tiempo de exposición considerable, para que el efecto sea homogéneo.

- Las infectaciones en el interior del cáliz (proponemos que esta observación sea realizada a una altura estándar dentro del cáliz, por ejemplo a la mitad de su longitud), implican tanto buena iluminación, pues el cáliz es una zona "oscura", como suficiente tiempo de exposición, ya que han de desaparecer las partes blandas.

- Cuando el cáliz perforado no va acompañado de muralla externa perforada intensa y homogéneamente, puede significar que el ejemplar no sufrió un enterramiento rápido pero que sin embargo, durante este tiempo no cambió su posición de vida original.

En nuestro caso, podemos indicar a grandes rasgos diferencias notables en la incidencia de la microperforación, aunque los procesos alterativos de afloramiento, como son la fragmentación y la producción de facetas de disolución y costras pedogénicas, introducen cierto sesgo a la hora de observar la distribución original.

**C-8-3) Descripción del relleno de las microperforaciones.-*

Los rellenos de las perforaciones son de grano fino, con colores que varían del marrón oscuro al naranja e incluso amarillo. Dentro de las perforaciones suelen aparecer cuerpos esféricos semi-opacos, que se distribuyen al azar por el interior y las paredes (lám XXXIV-H). El tamaño de los esferoides está entre 40 y 60 micras y su color varía entre el rojo anaranjado y el gris-negro. Su composición es ferruginosa, aunque debe acercarse más a una fase de tipo siderita o ankerita que a piritita framboidal en sentido estricto (que sería totalmente opaca). Además de las características señaladas, algunos esferulitos, como los que observamos en la figura, son huecos en el interior (lám. XXXIV-I).

Las perforaciones de color claro coinciden con material arcilloso (totalmente oscuro con nódulos cruzados), en ellas los esferoides están menos definidos y siempre son de color gris a negro. En las perforaciones de color marrón, el contenido argilítico parece menor, mientras que los esferoides muestran un aspecto más nítido y un color anaranjado (lám. XXXIV-K). Por otro lado las perforaciones que no presentan esferoides, son siempre arcillosas y en ellas es más corriente el desarrollo de cristales grandes calcita, que interpretamos como parte de la recrystalización del relleno y que en algunos casos están relacionados con recrystalizaciones en las paredes del conducto, a favor de los mismos cristales del esqueleto (lám. XXXIX-H).

En nuestra opinión, los esferoides son originalmente anaranjados y el relleno carbonático marrón oscuro (rico en materia orgánica). El color claro propio del relleno arcilloso y esferoides negros a grises, forman parte de un proceso de recrystalización del contenido original margoso de la perforación. Este proceso acaba por borrar la presencia de dichos esferoides (los de color gris podríamos considerarlos fantasmas de esferoides). Así, las perforaciones claras sin esferoides, siempre muestran un material de color más anaranjado en las paredes, que interpretamos como relictos del relleno previo (lám. XXXIV-K).

Los rellenos actuales de las perforaciones son claramente más resistentes a la disolución, como puede observarse en zonas de disolución incipiente en muchos ejemplares (lám. XXXIV-

D). Son además de una mayor dureza que el carbonato esquelético, como queda demostrado al realizar láminas ultrafinas ya que el pulido con alúmina siempre deja las regiones de las microperforaciones ligeramente elevadas sobre el material adyacente. El relleno de estos conductos se ha mineralizado y la mineralogía es silíceo, de tipo argilítico, lo que concuerda con la observación de que la silicificación de borde respeta la morfología de las perforaciones (ver apartado C-11-6). Este proceso, como decíamos coexiste con el desarrollo de cristales de calcita anhedral y está relacionado con las alteraciones que afectan a los rellenos caliculares (lám. XXXIV-J). Los posibles procesos de alteración de las perforaciones deben ser paralelos a las alteraciones observadas en el resto del fósil.

***C-9) Evidencias de transporte.-**

Como ya hemos indicado en otros apartados, los procesos de afloramiento enmascaran las posibles evidencias de un transporte original.

El modo de vida inferido para la mayoría de las morfologías observadas es más o menos semi-infaunal. Esto es notable para ejemplares alargados, con escasa curvatura, ya sean de cáliz profundo o somero (formas ceratoides o cilíndricas respectivamente), que tenían fuera del sedimento sólo la zona calicular (ver HUBBARD, 1974, NEUMANN, 1988, Ó SPEYER & BRETT, 1991, figs. 9 y 10). A medida que la forma es más abierta (ceratoide a turbinada), los ejemplares están menos "clavados" y por tanto son más fácilmente removilizables.

El modo de vida semi-enterrado debió ser algo menos marcado, en formas con engrosamientos diferenciales de la zona convexa, marcada curvatura y cáliz oblicuo. Esta estrategia, que se denomina recumbente, es propia de otros organismos y ha sido caracterizada morfofuncionalmente en SEILACHER (1984), referida principalmente a bivalvos (este autor denomina a esta estrategia, "efecto Savazzi" en honor al especialista en bivalvos Enrico Savazzi).

Por último registramos en nuestros afloramientos morfologías que indican un modo de vida fixosésil, en la que el coral produce expansiones esqueléticas que le fijan al sustrato, principalmente en fondos con tamaño de grano suficiente, por ejemplo los oolitos radiales del nivel 14' de la Sierra de la Estrella (lám. XXXVI-H).

En poblaciones de corales con una alta proporción de semi-infaunales, es de esperar que si no existe transporte, abunde la acumulación respecto a la resedimentación (siempre que no haya una removilización generalizada de todo el sustrato).

Cuando sin embargo se verificó algún tipo de transporte, pudo realizarse de dos modos diferentes:

- Mediante un flujo de energía constante que desenterrara los restos semi-infaunales. En este caso serían de esperar fenómenos abrasivos (facetas), rotura de las paredes de la región calicular y un mayor o menor desgaste (pérdida de la muralla externa) y fracturación.

- Mediante un transporte en masa de todo el sustrato. Dependiendo del tipo de flujo en masa, según fuera más o menos viscoso, los ejemplares inmersos en el sedimento removido, no tienen porqué sufrir roturas, facetas o redondeamiento, pero fácilmente pueden quedar expuestos a la alteración tafonómica en posiciones anómalas.

Los restos de ramas de corales coloniales o fragmentos de solitarios con diseipimentos que acompañan normalmente a las asociaciones estudiadas (5% en La Alameda, 9% en Las Pilitas, 12% en Sierra Cabrera y Cerro Armeña, 13% en Sierra de la Estrella y 2% en el Couce y Mogotes 4), dan muestra de cómo pueden afectar los fenómenos de transporte mediante flujos constantes de energía: pérdida de cáliz y muralla etc...

Estos mismos fenómenos podrían ser los responsables en parte de la conservación de muchos fragmentos irreconocibles de solitarios sin diseipimentos (en Los Santos un 14%, en la

Sierra de la Estrella alrededor del 8%) o de aquellos otros reconocibles pero sin cáliz y prácticamente sin muralla externa, aunque estas características no estén afectadas por sedimento o perforaciones.

A pesar de todo y como veremos en el análisis poblacional, lo más significativo en general es el escaso número de ejemplares en la citada situación. En general la conservación de los cálices más o menos completos (que son las estructuras más delicadas), supera el 60% en todos los conjuntos. Esto, junto a la intensidad de la perforación y otras evidencias, parecen implicar que el transporte en su caso, se verificó, la mayor parte de las veces, del segundo modo (ver la discusión general sobre las peculiaridades de cada afloramiento).

***C-10) *Conservación de las zonas caliculares.* -**

La división entre zona calicular e infracalicular es un poco artificial ya que no podemos decir que existan procesos tafonómicos de producción de nuevos tafones basados sólo en los cálices o sólo en los infracálices (excepto los moldes internos y externos de la unidad 7 en los Santos). De hecho las alteraciones y procesos son los mismos y actúan a la vez en ambas regiones. Sin embargo elegimos este modo de exponer nuestras observaciones por comodidad ya que desde un principio hemos hecho esta división quizás debido a que aunque los procesos son los mismos, los resultados son algo diferentes.

Un aspecto tafo-morfológico importante en nuestras poblaciones, discutido con anterioridad en FALCES & RODRÍGUEZ (1993), se refiere al grado y tipo de compresión de los cálices (en el citado trabajo llamábamos aplastamiento a las compresiones). En la citada publicación, el análisis realizado trata este tipo de marcas como un único proceso y se propone una interpretación sencilla para su producción: *"el aplastamiento (compresión) calicular corresponde a la distorsión producida por el peso de los sedimentos suprayacentes sobre cavidades caliculares que fueron enterradas sin quedar completamente rellenas"*.

Con posterioridad hemos observado compresiones caliculares en otras poblaciones de CRSSD (tanto rodados como incluidos en la roca o provenientes de sedimentos no carbonáticos) así como en poblaciones de corales con disepimentos de ambientes diferentes RODRÍGUEZ, FALCES & CÓZAR (1997), que nos hacen pensar que la interpretación es más compleja.

Siguiendo el análisis tafonómico completo, realizado para fósiles de ammonoideos por FERNÁNDEZ LÓPEZ (1997a), parece claro que al referirnos a un fenómeno de distorsión por compactación diagenética, debemos aclarar en cada caso los siguientes factores, todos ellos relacionados con la cavidad calicular:

- Morfología propia de los diferentes cálices.
- Biodegradación-descomposición.
- Relleno sedimentario.
- Distorsión tafonómica: compresión.
- Alteraciones diagenéticas en los rellenos.

***C-10-1) *Morfología calicular.* -**

En los primeros apartados dábamos una descripción morfológica general de un coral solitario sin disepimentos. En dicha descripción es de suma importancia la forma y profundidad del cáliz. Dicha morfología sin embargo conoce muchas variantes dependientes principalmente del desarrollo del aparato septal. A grandes rasgos podemos hablar de los siguientes tipos de cálices, cuyas diferencias darán necesariamente una respuesta tafonómica propia:

-Cáliz somero. Es propio de formas cilíndricas y bastante rectas, por ejemplo formas de desarrollo amplexoide. Los bordes caliculares son rectos, su interior escasamente profundo y no

polarizado. Las compresiones en este tipo de cálices son de poca intensidad y muestran un bajo porcentaje (ver por ejemplo *Maimonella*).

-Cáliz de formas pinnadas. Corresponde a cálices profundos, con una retirada acelerada de la región cardinal, cuyos cuadrantes desaparecen antes. En formas con este desarrollo la región cardinal se sitúa al azar respecto a la curvatura externa y por tanto las zonas más deprimidas del cáliz no aparecen siempre en la misma posición. Las compresiones suelen ser conspicuas y su heterogeneidad refleja la morfología interna del cáliz (ver por ejemplo *Zaphrentites* o *Soschkinophyllum? rodriguezi* o la lám. XXXIV-F).

-Cáliz de formas antipinnadas. El desarrollo antipinnado implica una polarización, con la zona cardinal siempre en el lado convexo y por tanto el desarrollo de regiones caliculares deprimidas siempre en la misma posición (zonas antípodas adelgazadas en la región cóncava). Estos cálices están adaptados a un anclaje por peso diferencial de la región convexa más densa. La compresión corresponde siempre a la región adelgazada (ver por ejemplo *Cania*).

-Cáliz con desarrollo de columnilla. La columnilla da una mayor consistencia y homogeneidad a los cálices, que además pueden ser de las tres tipologías anteriores, columnilla en un cáliz somero, columnilla en un cáliz pinnado y columnilla en un cáliz antipinnado. Las compresiones son poco importantes (ver por ejemplo *Rylstonia*).

Es de esperar que según lo dicho, las compresiones tengan un control taxonómico y que su morfología refleje la morfología interna. Esto es obvio si miramos, para un mismo afloramiento (por ejemplo en La Alameda), el elevado porcentaje de aplastamiento en taxones ceratoides de cáliz profundo como *Zaphrentites* spp o *Soschkinophyllum? rodriguezi* en los que fácilmente se supera el 60 y 70% de casos (aunque con diferente intensidad según los morfotipos), frente a taxones de cáliz más somero, como son en parte *Maimonella* o *Cania*, en donde los porcentajes no superan el 30% de individuos aplastados.

*C-10-2) Biodegradación-descomposición.-

La prueba más evidente del contenido orgánico de los cálices es el desarrollo de materiales opacos, pirita u otros, muy abundante en algunos rellenos. Estos opacos se producen normalmente al descomponerse la materia orgánica en ambiente reductor (no necesariamente reductor fuera del fósil).

Por ejemplo, la no perforación del interior de un cáliz en un ejemplar perforado externamente, puede deberse a que fue enterrado rápidamente, antes de haber perdido sus partes blandas, máxime cuando en el mismo nivel otros ejemplares con relleno similar muestran perforaciones intracaliculares. Si esta situación se correlaciona con un alto contenido en opacos y un determinado aplastamiento, podremos decir que el ejemplar fue enterrado con parte de sus estructuras orgánicas.

Entre estos opacos destacan los esferoides que describimos para el interior del relleno de las perforaciones pero que no es exclusivo de las mismas, sino que abunda disperso por todo el sedimento. La forma esférica descrita no siempre se mantiene, siendo muy corriente observar que los filamentos que forman los esferoides se presentan en grumos y masas deshilachadas (lám. XXXIV-I). Otras veces los esferoides, que corrientemente son huecos, dan paso a cristales opacos triangulares o rómbicos.

Siempre que los esferoides aparecen sobre zonas silicificadas cambian de color (de naranja a negro o gris), perdiendo paulatinamente definición (lám. XXXVI-E4 e I). Estas estructuras filamentosas podrían ser de origen bacteriano, quizás relacionadas con la evolución de la materia orgánica durante la diagénesis temprana. Su papel en relación con las transformaciones sufridas por las matrices, podría ser importante (ver apartado 10-5-5).

También, entre los fenómenos que se producen durante la recristalización de las matrices caliculares se observan procesos de movilidad de la materia orgánica. Así por ejemplo, en la lám. I-H, observamos que el paso de micrita a una pseudoesparita marrón, provoca la movilización de parte de la materia orgánica que había originalmente. Dicha materia orgánica impregna y penetra las estructuras esqueléticas que hay alrededor, contaminándolas. Este fenómeno de contaminación esquelética en las zonas caliculares es meramente superficial y no tiene porqué implicar, como se ve en la fotografía, mayores transformaciones en la microestructura.

***C-3-10) Relleno sedimentario.**-

Para describir los rellenos sin contar de momento con las transformaciones diagenéticas que han sufrido, separamos matriz de componentes detríticos, ya sean bioclásticos o líticos, anotando la textura general en términos de densidad (mudstone-packstone), tamaño y tipos de clastos, porcentaje de arcilla en la matriz y distribución de los componentes (granoclasificación, bioturbación, etc.).

En nuestros afloramientos, dentro de un mismo nivel, la comparación entre los rellenos suele reflejar diferencias en el tamaño de grano o en la densidad de los clastos, principalmente en los conjuntos rodados. Estas diferencias deben tenerse en cuenta ya que en general nos indican que dentro de la asociación de rodados pueden diferenciarse subgrupos dependiendo de las características texturales del relleno, que pueden corresponder a momentos diferentes dentro de la sedimentación del estrato al que se asignan, que por estar cubierto no puede ser mejor caracterizado.

Otro dato importante es la relación del relleno con la matriz circundante; esta observación nos aporta información sobre el grado de remoción de los ejemplares, aunque en especímenes rodados, el porcentaje de casos en los que se conserva aún algo de sedimento adosado es en general escaso (alrededor del 20% en Los Santos y Guadiato, sin contar los ejemplares inmersos en la roca).

Además de los datos reseñados, también hemos hecho referencia en las descripciones, a las heterogeneidades texturales dentro del mismo relleno, que puedan evidenciar granoselección o bioturbación. A este respecto son notables las diferencias en el relleno que muchas veces se observan entre las regiones interseptales más cerradas, donde suelen acumularse materiales más finos, con las regiones abiertas en la zona axial, donde el material grueso es más corriente. Sin embargo criterios claros de granoselección son en general poco evidentes o difíciles de reconstruir, indicándonos quizás que las posiciones en las que se verificó el relleno son variables (es decir que los cálices no siempre fueron rellenados en su posición de mínima energía). Estas heterogeneidades también pueden deberse a bioturbación, aunque evidencias claras de este proceso, como la observación de zonas equivalentes dentro de un mismo relleno ocupadas por material de textura distinta, son poco corrientes.

***C-10-4) Distorsión tafonómica: compresión.**-

El relleno sedimentario de los cálices, aparte de ser en la mayoría de los casos el único testigo que nos queda del sedimento, está íntimamente relacionado con las compresiones ya que sus características son cruciales para una posible resistencia ante las fuerzas litostáticas. En el caso general de nuestras asociaciones y quizás muchas otras de corales sin disepimentos, la característica más importante es que los rellenos sedimentarios suelen tener una importante componente arcillosa que condiciona las posibilidades de formación de moldes internos concrecionales (FERNÁNDEZ LÓPEZ, 1997a).

De la descripción de los rellenos es muy importante el porcentaje de arcilla de las

matrices, ya que puede darnos la clave del porqué de la compresión. Cuanto mayor es el contenido de arcilla de un relleno margoso, más difícil es que se produzca un molde interno concrecional, que por sí mismo resistiría a la compactación diagenética, impidiendo la pérdida de la forma original. Así, a medida que progresa este proceso, el sedimento rico en arcilla va perdiendo volumen y se lamina.

El proceso de compresión termina cuando los cambios inducidos por la misma, son capaces de convertir el relleno calicular en un material competente. En nuestro caso este límite se correlaciona con todos los procesos de alteración observados en los rellenos y que describimos más abajo.

Sin embargo, no todos los cálices profundos quedan comprimidos. Así, pensamos que el número proporcional de cálices profundos sin comprimir de un mismo afloramiento, nos da la medida de las posibilidades de formación temprana de moldes internos concrecionales en cada nivel.

El relleno del interior de cálices no cementados queda deformado (lám. XXXV-C y fig. 109), aunque dicha deformación estará también controlada por la competencia y desarrollo de los elementos esqueléticos y por una posible concrección incipiente en determinadas zonas. Por tanto la compresión dará la sensación de ser una deformación polarizada (lám. XXXIV-F), lo que con anterioridad nos hizo pensar que era debida a cálices parcialmente vacíos.

Para corroborar que la deformación calicular se debe a cálices semivacíos tenemos que comprobar que en las regiones fracturadas no hay relleno sedimentario entre los elementos esqueléticos y que éstos están en contacto unos con otros o separados por un cemento posterior. Pudiera ser posible que parte de los elementos de la zona hueca penetren al aplastarse, en la región con matriz, pero aún en el mejor de los casos dicha penetración siempre sería parcial, dando distribuciones de fragmentos típicamente adaptadas a una discontinuidad.

En nuestras colecciones los cálices semivacíos son en general poco corrientes (menos de un 10%). A pesar de todo, existen casos en la mayoría de los grupos con cálices profundos. Esto es especialmente notable en *Pentaphyllum expansum* con un 45% y algo menos en *Ufimia cerezoi* (lám. XXXV-F), indicándonos de algún modo que las características de esta especie favorecen la citada conservación (de momento no tenemos ninguna buena hipótesis que explique este dato).

Otra posibilidad que nos ayudaría a reconocer un cáliz originalmente semi-vacío, es que el mismo hubiera desarrollado encostramientos (algares por ejemplo) o cementos protectores en las superficies de los elementos esqueléticos antes de que la carga litostática fuera suficientemente fuerte para comprimirlos. Esta cementación ha sido descrita en fragmoconos huecos de ammonites (FERNÁNDEZ LÓPEZ, 1997a) que constituyen cavidades en sí mismas más delicadas y frágiles que los cálices que estudiamos, sin embargo en nuestro conjunto estos procesos son más bien escasos, con sólo algún ejemplar en el nivel 14' de la Sierra de la Estrella (ver lám. XXXIV-M).

Otro aspecto de la compresión, es su geometría (grado de reorientación tafonómica). Aunque ya decíamos que parte de la misma depende de la morfología interna, otra gran parte depende de la orientación en la que fue enterrado el coral. Los porcentajes de compresiones de dirección vertical o de componente más o menos diagonal, nos pueden dar en teoría una idea de la posición de enterramiento. Sin embargo este dato puede ser equívoco:

Formas semi-infaunales, trocoides o cilíndricas rectas, de ser enterradas en posición de vida, darían compresiones preferentemente verticales o diagonales. Las formas recumbentes enterradas en posición de vida, darían sin embargo compresiones laterales en sentido antípoda-cardinal.

Los mismos tipos de formas, resedimentados o reelaborados y expuestos a un flujo turbulento constante, tenderían a dejar los restos de corales en la posición de mínima energía, con su longitud y plano principal de curvatura, paralelos a la superficie del sedimento. Así las compresiones tendrían siempre una tendencia lateral, predominantemente alar.

En el caso de un flujo en masa los ejemplares podrían quedar enterrados de cualquier manera, multiplicando así la posibilidad de encontrar de nuevo, como en el caso de los ejemplares acumulados, compresiones verticales o diagonales.

Además, dentro de las poblaciones de ejemplares rodados existen diferentes texturas en el relleno, lo que equivale aceptar la posibilidad de diferentes episodios de sedimentación y diferentes conjuntos dentro de cada nivel. Las compresiones deberían estudiarse según nivel y además según relleno y aún así no podríamos estar seguros de tener un grupo homogéneo o de no tenerlo ya que existe la posibilidad adicional de que diferentes texturas de relleno se recojan en el mismo episodio de sedimentación, como por ejemplo, una asociación con parte de individuos muertos y semienterrados -semi-infaunales y no necesariamente reelaborados- al comienzo de su relleno, y parte de individuos vivos, aún sin rellenar, todos ellos removilizados por un flujo en masa.

En nuestra opinión este estudio sólo es realmente fiable en niveles en donde obtengamos los fósiles *in situ*, o en aquellas muestras englobadas en la roca, como las de Mogotes 4, y la Sierra de la Estrella, niveles 14' y 14".

**C-10-5 Alteraciones diagenéticas en los rellenos.-*

En general, los procesos implicados en la alteración de los rellenos sedimentarios no se observan fuera de los mismos, en la matriz sedimentaria circundante. Por tanto la interpretación de su génesis debe tener en cuenta que se trata de fenómenos producidos en un microambiente.

Aparte de la deformación del relleno, entre dichos procesos tenemos principalmente la aparición de diferentes tipos de fases carbonáticas que en general son interpretadas como recristalizaciones. Asociadas a las recristalizaciones y más o menos posteriores en el tiempo se desarrollan silicificaciones peculiares.

**10-5-1) Empalizadas calcíticas.-* Alrededor de los septos es muy corriente observar empalizadas de calcita prismática de color amarillo y terminaciones irregulares. Estas empalizadas fueron interpretadas como cementos tempranos, previos al relleno de los cálices, en FALCES & RODRÍGUEZ (1993).

Sin embargo en las figuras que incluimos se observan las siguientes características que nos hacen cambiar de opinión:

- Las empalizadas nunca están afectadas por microperforación, aunque muchas veces pueden ser observadas sobre septos muy perforados (lám. XXXIV-K) e incluso dentro de las mismas perforaciones cuando éstas son de mayor tamaño (lám. XXXIV-J).

- Las terminaciones de los prismas de las empalizadas, nunca son regulares, rómbicas o triangulares, como sería de esperar de un cemento epitaxial (lám. XXXV-C).

- La fase correspondiente a las empalizadas, aparece en zonas fracturadas del cáliz aunque pierde su caracter fibroso (ver lám. XXXV-B).

- Algunas empalizadas con varias fases de formación, se apoyan parcialmente sobre la misma matriz (comienzo incipiente, lám. XXXIV-Ñ) e incluso han sido observados sobre algunos bioclastos.

- En algunas empalizadas, puede observarse la inclusión de partículas propias del sedimento adyacente (lám. XXXV-A).

Según estas observaciones resulta evidente que la formación de las empalizadas es posterior al relleno sedimentario y no llega a ser afectada por fenómenos bioestratinómicos (perforación biogénica).

Su relación con las fracturas provocadas por la compactación diagenética parecen indicarnos que su génesis está directamente relacionada con dicho proceso. Las empalizadas con textura prismática típica, rara vez fosilizan zonas fracturadas, lo que en principio nos hace pensar que corresponden a una cristalización anterior. Sin embargo en dichas zonas fracturadas sí aparece la misma fase, aunque sin textura prismática. Pensamos que la razón de esto se debe a que la textura prismática sólo se desarrolla epitaxialmente, situación que no acontece en las fracturas abiertas. Esto concuerda con el hecho de que las empalizadas rara vez se cortan bruscamente en las zonas rotas, sino que más bien se van agotando hacia ellas (lám. XXXV-B).

En cualquier caso existen ejemplos en los que una empalizada, aunque tímidamente, cubre una zona rota, o también otros, más raros, en los que la empalizada parece romperse a la par que el septo (lám. XXXV-C o fig. 109). Las observaciones realizadas indican que el proceso productor, sería coetáneo o ligeramente posterior a la compresión calicular.

Las inclusiones de partículas del relleno en la empalizada sugieren que las mismas tienen carácter reemplazante. Por otro lado, el aplastamiento de rellenos sedimentarios sin consolidar puede generar espacios que se rellenarían con cementos carbonáticos precipitados a medida que se formase el hueco.

Sin embargo hay que encontrar un proceso que a la vez explique generación de espacios, inclusiones procedentes del relleno y el hecho de que las empalizadas aparezcan tanto en zonas deformadas como en zonas sin deformar.

En nuestra opinión la presión litostática que genera el aplastamiento provoca una doble acción cementante-reemplazante al activar todo el cáliz, tanto zonas deformadas como no deformadas, favoreciendo fenómenos de disolución-precipitación en los componentes de la matriz.

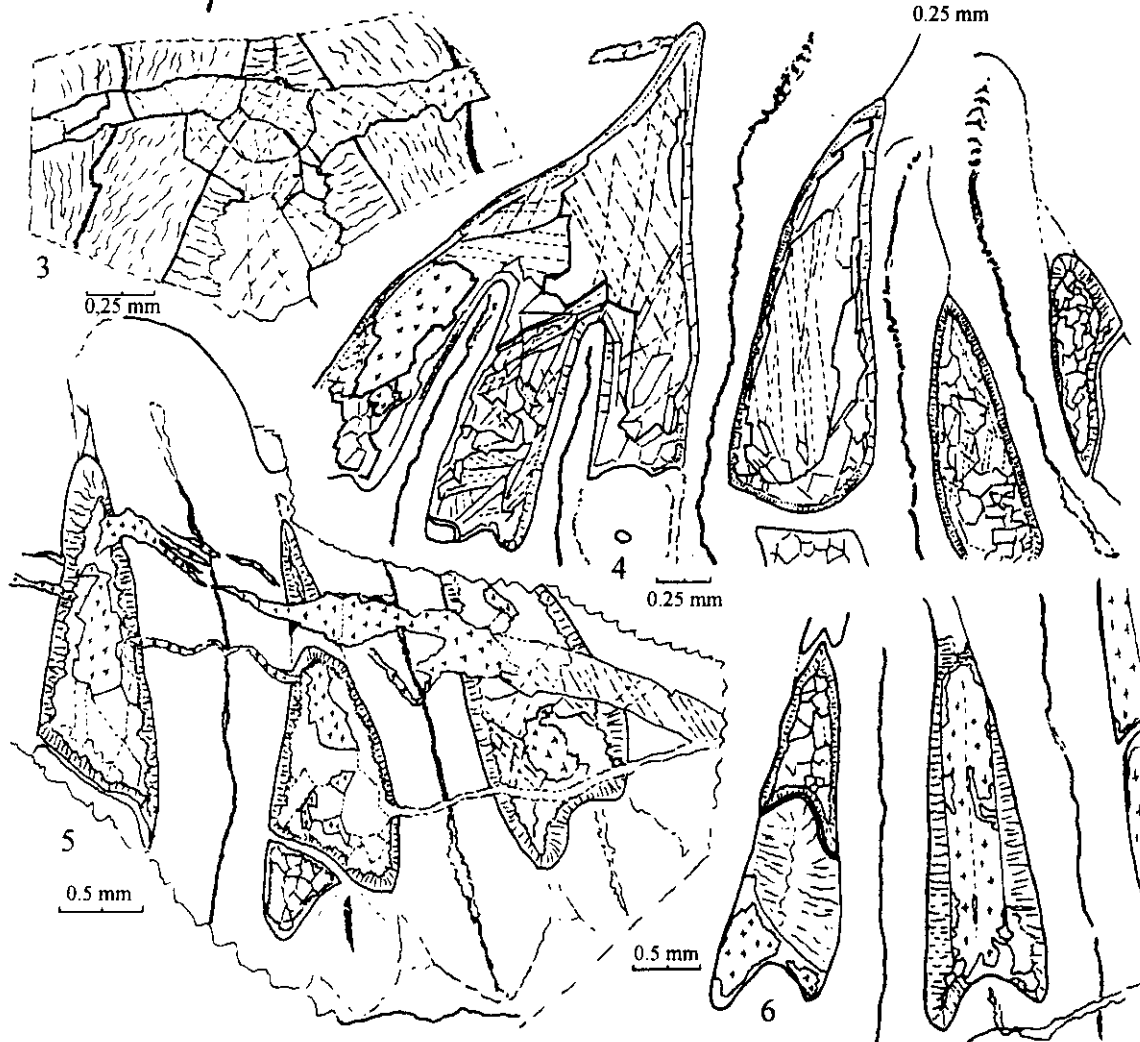
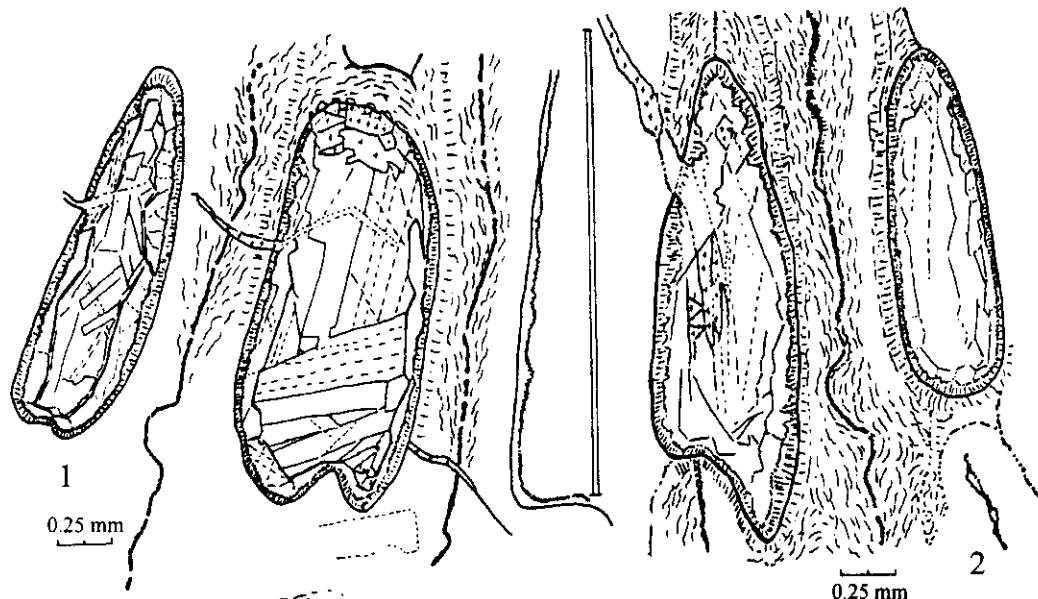
En muchos casos el proceso sería lento y gradual, con un marcado carácter reemplazante (zonas no deformadas con empalizadas bien desarrolladas). Sin embargo en otras zonas, como aquellas centradas en las distintas fracturas y que no llegan a formar empalizadas prismáticas, el flujo diagenético precipitaría un cemento para rellenar la zona abierta por la fractura.

Figura 108.- Tafonomía I.

1,2 y 3.- Esquemas sacados de las cavidades del ejemplar LP2/9-44 (*Ufimia cerezoï*). Podemos observar diferentes aspectos mostrando la morfología de las fases calcíticas precursoras de la sílice reemplazante. Suponemos que estos mosaicos de cristales tabulares son recrystalizaciones de cementos previos o cuando menos cementaciones producidas bajo el efecto de la presión. En todos los casos existe una primera fase fibrosa que tapiza la superficie del *loculus*. Apoyando la tesis de la recrystalización podemos observar en la fig. 3, cómo dicha capa fibrosa pierde completamente su estructura interna y se suma a la estructuración de las nuevas fases, que parecen adaptarse a la geometría de un diafragma (en algunas zonas de los cristales se observa la fase silícea incipiente (se ha señalado con una trama de cruces)).

4 y 5.- Esquemas de las silicificaciones observadas en LP2/9-40 (*Ufimia cerezoï*) en relación con el relleno de las fracturas. La fase carbonática de las fracturas está siendo sustituida por sílice, aunque dicha fase carbonática parece ser posterior a los cementos desarrollados previamente en los huecos.

6.- Mismo ejemplar. Podemos observar cristales de megacuarzo sustituyendo a cementos fibrosos. En estos cristales se observan relictos carbonatados de la fase precursora tabular, como la dibujada en las figuras precedentes.



**10-5-2) Mosaicos de recrystalización en el seno de la matriz.-*

La recrystalización da lugar a distintas distribuciones de los nuevos mosaicos en el seno de la matriz (dejamos a un lado las empalizadas, que también son recrystalizaciones, pero tienen una naturaleza epitaxial muy diferente). Estas distribuciones presentan dos tipos principales, aquellas de aspecto heterogéneo y aquellas de aspecto homogéneo:

-Mosaicos heterogéneos: Este tipo de recrystalizaciones tienen un falso aspecto detrítico en la textura, dado que los nuevos cristales tienen contornos irregulares y tamaños diversos y coexisten con verdaderos clastos y parte de matriz entre ellos aún sin recrystalizar. El material original, que muchas veces puede observarse en zonas cercanas y algo más protegidas, sin embargo puede ser de grano muy fino (lám. XXXV-J).

Dentro de las recrystalizaciones heterogéneas en el seno de la matriz, existen también morfologías fibrosas, fase seguramente en relación con las empalizadas calcíticas. En un estado incipiente, estos "haces" de cristales fibrosos aparecen deslocalizados. En un estado avanzado, regiones enteras del relleno pueden quedar sustituidas por esta fase (lám. XXXV-G).

-Mosaicos homogéneos: las recrystalizaciones que se desarrollan formando un mosaico pseudoesparítico homogéneo pueden presentar colores desde marrones hasta anaranjados, con cristales siempre anhedrales de mayor o menor tamaño (lám. XXXV-H).

Otras veces estas distribuciones homogéneas conforman un mosaico de rombos de origen dolomítico. Este mosaico es turbio y llega a desarrollar cristales de buen tamaño (100-200 micras, ver lám. XXXVI-E1). El mosaico de rombos se observa corrientemente en relación con las matrices menos margosas. Los rombos sólo aparecen en rellenos, siendo raro observarlos en la matriz sedimentaria abierta, aunque la composición de ambas coincida. Cuando el mosaico es compacto, los rombos no muestran relictos ferruginosos de dedolomitización, sin embargo los rombos pueden aparecer dispersos en una pseudoesparita (en estos casos los rombos serían más bien recrystalizaciones heterogéneas) y entonces es corriente observar dichos relictos.

Los mosaicos de recrystalización, ya sean heterogéneos (de falso aspecto clástico o bien con desarrollo de haces o rombos dispersos) u homogéneos (mosaicos pseudoesparíticos de bordes suturados o bien mosaicos de rombos), son interpretados como recrystalizaciones primarias de la matriz original, debido a su contenido en impurezas y al aspecto gradual que presentan respecto a las zonas no alteradas. Interpretamos estas recrystalizaciones primarias, como tempranas e íntimamente asociadas al proceso de concrección de los rellenos, al igual que las empalizadas calcíticas descritas más arriba.

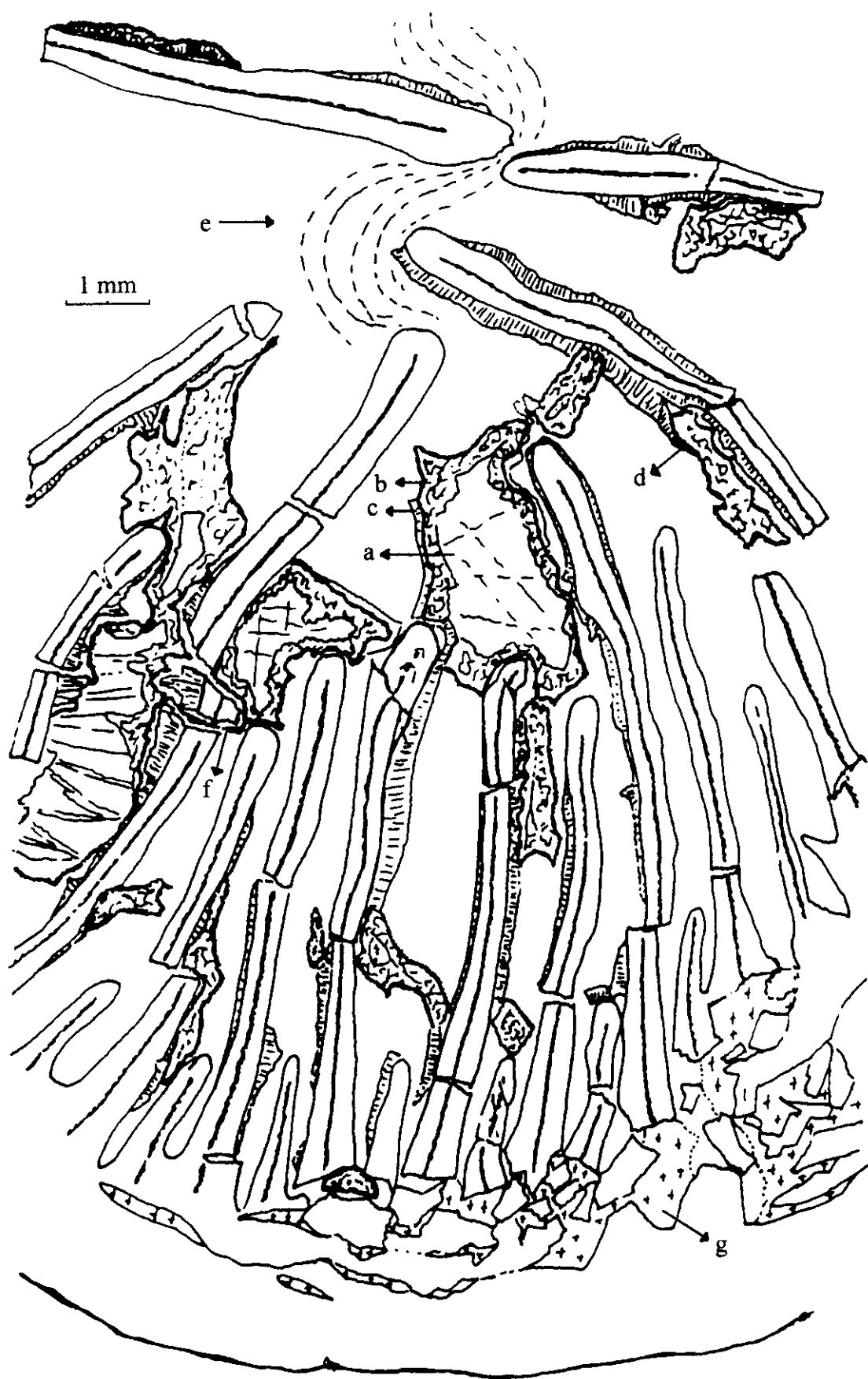
Figura 109.- Tafonomía II.

Sección calicular de LAI-49. Observamos un gran desarrollo de la sílice reemplazante, en donde pueden distinguirse dos zonas separadas, núcleos de megacuarzo y coronas silíceas microcristalinas. Las relaciones entre las empalizadas calcíticas y las manchas de cuarzo son variadas. En el punto se observa cómo la empalizada crece sobre la mancha, en otras regiones observamos cómo la mancha devora las empalizadas, aunque lo más corriente es observar que el crecimiento de ambas estructuras es acompasado.

La compresión deforma la matriz sedimentaria no consolidada y en la zona de mayor acortamiento no se producen empalizadas, que sin embargo sí crecen en los laterales más protegidos.

En el núcleo monocristalino de las manchas silíceas es de destacar la presencia de numerosas líneas que cruzan el cristal. En detalle estas líneas son ricas en impurezas orgánicas y en relictos carbonáticos.

La fase silícea también se desarrolla en la zona fragmentada de la muralla externa, indicando que su formación es posterior a dicha fragmentación.



No tenemos ninguna hipótesis asentada que explique el porqué algunas veces los mosaicos son heterogéneos y dispersos y otros homogéneos y compactos, sin embargo lo que sí es cierto es que ambos tipos de distribuciones son coetáneas (no hemos observado criterios texturales que impliquen tiempos de formación diferentes), coexistiendo en zonas adyacentes de una misma matriz. Quizás la respuesta al porqué de estas distribuciones implique directamente la propia naturaleza heterogénea y discontinua de los procesos diagenéticos, marcada por la misma heterogeneidad composicional observable en la matriz margosa.

*10-5-3) *Acículas*.- Amplias regiones de muchos rellenos de varios tipos aparecen sustituidas por zonas aciculares en corte transversal (lám. XXXVI-E1).

Las acículas no se observan en regiones abiertas del sedimento y son escasas en zonas abiertas de los mismos cálices. Su desarrollo sólo es conspicuo en los huecos interseptales, por tanto su formación debe tener que ver con algún tipo de sistema que se crea en zonas restringidas.

En dichos huecos aparecen una serie de familias de planos paralelos y rectos a favor de los que comienza la recrystalización del material previo¹. Estos haces de líneas muchas veces surgen de zonas fracturadas y entonces su organización es menos paralela (lám. XXXVI-E1). Otras veces se desarrollan directamente a partir de paredes septales intactas, en cuyo caso el patrón de desarrollo es más parecido a un enrejado. Estas familias de planos pueden cruzarse y superponerse dando un aspecto final complicado de grupos de acículas interpenetrados (lám. XXXVI-E1).

Las acículas se desarrollan preferentemente a partir de matrices recrystalizadas a rombos o de matrices margosas oscuras y muy finas:

En el primer caso las acículas pueden ser anchas y están compuestas por cristales de calcita limpia y zonas silicificadas criptocristalinas con materia orgánica (filamentos y grumos de color negro).

En el segundo caso las acículas son finas y están únicamente constituidas por sílice criptocristalina con materia orgánica del mismo tipo. Aunque las acículas sean finas pueden desarrollar una gran densidad.

Acículas anchas con regiones de cristales de calcita limpia, recrystalizan con mayor facilidad los mosaicos turbios de rombos, de los que podemos observar fantasmas entre los cristales de las acículas, así como rombos parcialmente carcomidos por los bordes de la acícula en formación (lám. XXXVI-E2, E3 y E4). Algunos granos detríticos de cuarzo de la matriz original incluidos en estas acículas aparecen alterados en sus bordes y asociados con las zonas silíceas (lám. XXXVII-A).

En estas acículas anchas, la sílice criptocristalina puede dar la sensación de ser posterior a los cristales de calcita limpia. Sin embargo su relación con los granos de cuarzo del relleno y el hecho de que las acículas finas y silíceas aparezcan en rellenos más arcillosos, podría indicar que ambas fases, silícea y calcítica, son casi coetáneas y su aparición o ausencia se relacionaría más bien con la cantidad y tipo de sílice (granos de cuarzo o arcilla) disponible en la matriz.

Pero lo más difícil de explicar de este tipo de estructuras no es su momento de producción (son fenómenos al menos posteriores a la compresión y a la formación de mosaicos en el caso de las acículas anchas), sino más bien el proceso por el cual se forman dichos planos que dan lugar a la morfología acicular de la recrystalización (ver apartado C-12).

¹Dado que la palabra *acícula* designa una morfología lineal más que planar, quizás sería conveniente proponer otro término descriptivo. Sin embargo, ya que casi todas las observaciones las realizamos en corte transversal y la sección de los planos en dichos cortes sí es acicular, mantenemos de momento el término por resultar más gráfico.

*10-5-4) *Otras recrystalizaciones calcíticas.*- En estados avanzados de alteración, observamos recrystalizaciones calcíticas que pueden considerarse más o menos coetáneas con las acículas.

Así por ejemplo, las empalizadas calcíticas han sido recrystalizadas a grandes cristales de calcita limpia, en los que se ha perdido el carácter prismático original (lám. XXXVI-E2 y E3).

También los "haces" relacionados con las empalizadas pueden ser recrystalizados, incrementando el aspecto heterogéneo y falsamente clástico de las matrices, con cristales grandes anhedrales y limpios en medio de matrices finas, de material arcilloso (lám. XXXV-I y K).

Otras recrystalizaciones de "segunda generación" pueden ser los aparentes cementos sintaxiales que observamos alrededor de algunas placas de equinodermos (ver XXXV-K). En realidad el crecimiento sintaxial se desarrolla en una textura wackestone (es decir no granosostenida) en la que además parecen observarse relictos de empalizadas fibrosas previas.

*10-5-6) *Silicificaciones.*- Las silicificaciones son alteraciones más corrientes en las regiones esqueléticas, en donde se ven una mayor variedad de texturas (ver apartado 11-6).

Las silicificaciones más observadas en los rellenos caliculares, son aquellas que hemos denominado "sílice reemplazante" en las descripciones y que parecen relacionadas con el grupo principal de silicificaciones que afectan a los cementos infracaliculares. La sílice reemplazante tiene las siguientes características en las regiones caliculares:

El estadio que podemos considerar incipiente de esta alteración, lo identificamos en algunas zonas de los rellenos, donde vemos manchas negras e informes de material menos carbonático enriquecido principalmente en materia orgánica, quizás correspondiente a acumulaciones de componentes orgánicos originales, tal y como estaban dispersos por el relleno. En estas manchas pueden observarse regiones incipientes de cuarzo criptocristalino, con bordes irregulares y aspecto reticulado ((lám. XXXV-C y detalle en lám. XXXVI-I).

Esta sílice proviene de una matriz arcillosa, como demuestra el hecho de que la alteración es casi exclusiva de los corales de Los Santos de Maimona, cuyos rellenos son en general más arcillosos que en la Sierra de la Estrella. Sin embargo no existe una correlación directa entre los ejemplares de los Santos cuyo relleno es casi totalmente arcilloso y la aparición de manchas, de ahí que nuestra interpretación es que tales manchas provienen más bien de zonas con alta concentración de material orgánico en presencia de rellenos arcillosos (esta alteración no se produce en la matriz sedimentaria, sólo en la cavidad esquelética). Esto parece corroborarse si observamos la distribución de las manchas en el ejemplar de la fig., estrechamente relacionadas con un desarrollo patológico de este ejemplar, que quizás debió sufrir la colonización de la parte central de su cáliz por un comensal de cuerpo blando, del que no queda ningún tipo de evidencia esquelética pero sí su contorno remarcado por manchas de sílice y el efecto inmediato en el desarrollo del cáliz coralino (lám. XXXVI-F y apartado C-7-1-3).

Siguiendo con la textura de las manchas de reemplazamiento, vemos que en otras zonas, las regiones negras de la mancha están relegadas a los bordes de un único y amplio cristal de cuarzo con extinción recta (lám. XXXV-C).

La relación del proceso que da lugar al cristal de megacuarzo en el centro de la mancha con el anillo externo de silicificación incipiente, se revela observando el trazado de los alineamientos de materia orgánica. Dichas líneas atraviesan el anillo externo y penetran en el cristal central indicándonos que ambas fases son continuas y que entre ambas no ha mediado ningún fenómeno de disolución y posterior cementación (fig. 109).

En detalle, la estructura interna del anillo revela la existencia de muchas otras alineaciones densamente empaquetadas que definen dominios más o menos triangulares, y de las

que solamente unas pocas muestran el contenido de materia orgánica observado en las principales (lám. XXXVI-I). Pensamos que estas zonas más claras con una alta concentración de alineaciones sin tanta materia orgánica, constituyen los sectores precursores del cristal de megacuarzo.

Por otro lado, la materia orgánica a la que nos venimos refiriendo y como suele corresponder a zonas de sílice, tiene color negro y su morfología es filamentosa, sin que se lleguen a observar esferoides como los descritos en otros apartados.

Otra observación importante es la existencia en el megacristal de inclusiones calcíticas que se disponen en forma alargada coincidiendo con las principales direcciones marcadas por los alineamientos de materia orgánica (lám. XXXV-C).

Por último, en la zona más externa de algunas de las manchas más maduras, se desarrolla un fino reborde de calcita de textura fibrosa quizás similar a la de las empalizadas de recristalización epitaxial (reconstrucción en la fig. 109)

La interpretación textural de la sílice reemplazante tiene ciertas implicaciones importantes para el entendimiento global de la alteración de todo el relleno. En principio podemos ver que la sílice es posterior a la compresión, pues ocupa las fracturas y las zonas septales rotas y nunca se ve afectado por ellas (lám. XXXV-C).

Por otro lado también parecería posterior a las empalizadas epitaxiales, a las que reemplaza en algunos puntos. Sin embargo observamos algunas relaciones incongruentes entre las empalizadas calcíticas y las manchas de sílice:

En algunas zonas existen evidencias, si bien escasas, de que las empalizadas nuclean sobre dicho frente o de que incluso crecen alrededor.

Otra observación similar: zonas de empalizada que aparentemente están siendo corroidas siempre coinciden con las partes más gruesas de la misma. En estas zonas aparentemente corroidas pero de gran desarrollo, se observan direcciones algo anómalas de crecimiento de los prismas, de modo que las empalizadas se curvan como adaptándose a la misma mancha silíceas, lo que sugiere un crecimiento acompasado.

Estas observaciones implican que aunque las empalizadas calcíticas comienzan a desarrollarse durante la compresión de los cálices (apartado C-10-4), su formación continúa hasta más tarde, coexistiendo con la formación de las manchas. Pensamos que, durante esta primera fase de silicificación en la que coexisten ambos procesos, se alcanza la forma y extensión definitiva de cada mancha de reemplazamiento.

La última fase de esta alteración, correspondería una reestructuración de la sílice en el interior de las manchas más extensas. Esta recristalización de la sílice inicial da lugar a cristales únicos de megacuarzo que conservan parte del entramado orgánico relacionado con la silicificación inicial. La reorganización de la sílice también arrastraría algo de carbonato aún presente en la mancha que, en forma de inclusión, ocupa dominios alargados coincidiendo con las citadas líneas de impurezas.

Otras texturas de silicificación observadas quizás relacionadas con la sílice reemplazante, aparecen en rellenos bioclásticos de grano grueso. Alrededor de los bioclastos aparecen finos anillos de sílice que podrían corresponderse con zonas de alteración incipiente en matrices de grano más fino.

Como veremos en la tafonomía de poblaciones, otros tipos de silicificaciones son poco corrientes en los rellenos. Existe algún caso de texturas esferulíticas y fibrosas (lám. XXXVII-M). En otros casos, junto a los esferulitos aparecen rombos de dolomita en sus regiones periféricas, afectando por lo general a zonas en las que ya ha comenzado la recristalización (fig. 9C). Los esferulitos y la sílice fibrosa, son silicificaciones menos selectivas y aunque parecen

asociarse principalmente a las regiones de contacto entre matriz y esqueleto, es fácil observar cómo casi siempre superan y recortan dichos bordes e incluso cómo se desarrollan directamente sobre el aparato septal y los cementos infracaliculares.

***10-5-6) Fenómenos de disolución bajo presión.-** El desarrollo de estilolitos es bastante corriente en el seno de los sedimentos estudiados. Sin embargo éstos siempre afectan a las zonas externas de los ejemplares, sin que hallamos podido observar claramente ningún caso en el que la deformación de los rellenos desembocase en la formación de una junta.

En las zonas externas, los estilolitos son bastante corrientes y en muchos casos parecen desarrollarse a favor de facetas erosivas previas. Esta suposición se basa en que en varios de los casos en los que el estilolito afecta a la zona calicular, se observa incoherencia en los rellenos e intensa perforación, ambos criterios que suelen indicar reelaboración y que cuadrarían con la formación de facetas erosivas.

Un caso notable lo observamos en el nivel oolítico 14' de la Sierra de la Estrella, donde la mayoría de los ejemplares desarrollan adaptaciones al sustrato (xenomorfismos). En esta muestra algunos ejemplares aparecen adaptados a superficies que en detalle coinciden con juntas estilolíticas (lám. XXXVI-H). En nuestra opinión esto significa que dichos estilolitos se desarrollaron a favor de superficies previas de discontinuidad.

Otro fenómeno de disolución bajo presión observado en facies similares no conlleva la formación de estilolitos, ya que los elementos implicados se empotran unos en otros siguiendo bordes rectos y limpios.

Más en concreto lo que observamos son relaciones atípicas entre los bioclastos de la matriz. Así podemos ver briozoos, tabulados u oolitos incluidos en placas de equinodermo, o también estas mismas placas falsamente "adaptadas" a los bordes externos de un coral (fig. 9-C) e incluso fusionadas formando amasijos, como queda evidenciado por sus extraños contornos y por mostrar extinciones compuestas con nícoles cruzados (XXXVI-H).

Este fenómeno, que muestra ejemplos tan llamativos como los mostrados, pensamos que se debe a disolución diferencial bajo presión. Así, la composición original más magnésica de las placas de equinodermos (LAND, 1967), podría considerarse más proclive a la disolución bajo presión frente a bioclastos menos magnésicos, como los briozoos, los oolitos, o los mismos corales. Uno de las características de este fenómeno es que aparece deslocalizado y así resulta difícil cuantificar los efectos de la disolución en la geometría y organización del sedimento original.

El periodo de producción de estas alteraciones corresponde a una diagénesis al menos posterior a la compresión. Es lógico suponer que la estilolitización es una continuación natural del proceso de compactación una vez la forma del cáliz (y del resto de los componentes del sedimento) se ha estabilizado con el desarrollo de una compresión y cementación asociadas. De hecho, como decíamos, no se han observado estilolitos en el interior de los cálices (excepción hecha de algunos casos incipientes en aquellos semivacíos), indicando que éstos comienzan a formarse una vez el bioclasto es competente.

***C-11) Conservación en las regiones infracaliculares.-**

Los procesos más notables en esta región de los corales son los de cementación de cavidades, compresión, fracturación y cizalla, así como recristalizaciones y reemplazamientos de diverso tipo. En los escasos ejemplares recogidos en las lutitas de la unidad 7, (Rivera de Guadajira, en Los Santos), se observa también disolución de las partes esqueléticas y de los cementos. Muchos de estos procesos pueden ser correlacionados con los descritos para las

regiones caliculares.

**11-1) Cementación.-*

Los cementos de primera generación normalmente se desarrollan como fase epitaxial, siendo en algunos casos bastante conspicuos (ver lám. XXXIV-L). Esta fase puede incluso estar formada por varios episodios fibrosos. La fase epitaxial casi siempre tiene un control directo por parte de los cristales de la microestructura y suele consistir en calcita prismática con terminaciones cristalinas más o menos regulares y tonos turbios (correspondería al *Micro doogthooth spar* descrito por BATHURST, 1975, pag. 432).

Sobre esta primera fase pueden aparecer, en algunos ejemplares especialmente ricos en opacos, películas ferruginosas.

Inmediatamente después o asociados a éstos, tenemos los cementos en mosaico de segunda generación que en general rellenan por completo toda la cavidad. Entre estos cementos a veces se observan también películas ferruginosas, pero en general los cristales son grandes y limpios, con un buen desarrollo.

La formación de estos cementos de segunda generación es en general anterior o coexistente con las estructuras de zig-zag presión que describiremos más adelante, ya que en muchos casos se ven afectados también ellos por la reactivación de los planos de exfoliación, aspecto típico de la cizalla (fig. 108).

En algunos ejemplares de la Sierra de la Estrella, aparecen texturas diferentes a las descritas hasta ahora, en los que podemos observar grandes cristales turbios de morfología rómbica y extinción ondulante (lám. XXXVI-G), aparentemente muy parecidos a texturas de "dolomita barroca", considerada como propia de un ambiente diagenético profundo (ver TUCKER, 1991, pags. 148-150). Estos "cementos" que seguramente son más bien recristalizaciones, suelen asociarse a películas ferruginosas y componentes opacos.

En unos pocos casos también, parte de los cristales del mosaico de segunda generación que rellena los huecos intraesqueléticos es de cuarzo. La textura de este cuarzo es en mosaico y siempre que aparece, ocupa la zona más interna de los huecos indicándonos que corresponde a la última fase de precipitación en el hueco (lám. XXXVII-K).

La secuencia principal de cementos es típica y ha sido detalladamente descrita en trabajos anteriores entre los que podemos destacar la descripción de SORAUF (1984), sobre los cementos y recristalizaciones de las asociaciones pérmicas de corales solitarios de Timor:

La primera fase, al igual que en nuestro caso, es epitaxial y turbia y se interpreta como cemento temprano de calcita magnesiana formado en ambiente freático marino.

La segunda fase, un mosaico de cristales limpios de calcita baja en magnesio similar al observado por nosotros, es interpretada como un cemento formado en ambiente freático continental (gracias a datos geoquímicos que nosotros no poseemos).

Las películas ferruginosas, que también son observadas, al estar intercaladas con la segunda fase, seguramente provendrían del mismo ambiente freático continental, aunque quizás relacionados con la formación de depósitos de "terra rosa", aunque en el caso de asociarse a dolomita barroca su origen sería diferente.

Entre las cavidades de los corales de Timor existen casos de huecos vacíos en los que la segunda fase de cemento no ha cerrado por completo la cavidad. Este tipo de huecos corresponderían quizás a los mismos huecos que en nuestros ejemplares han quedado rellenos por cemento silíceo.

***C-11-12) Compresión y fracturación .-**

La incidencia de la compresión en regiones infracalicales es menor debido a dos causas principales, por un lado, a la estructura interna de un coral sin disepimientos que es siempre mucho más compacta y simple que la de una forma disepimentada y por otro lado a la cementación temprana, desarrollada quizás con mayor facilidad gracias a dicha simplicidad estructural.

La compresión que afecta a los cálices a veces afecta también a parte de las regiones inmediatamente infracalicales. El efecto es similar al que se observa en cálices comprimidos que estaban semivacíos: distorsión generalizada con partes esqueléticas en contacto directo y una mayor facilidad para fenómenos de recristalización en los bordes esqueléticos.

Este tipo de compresión infracalicular, continuación de la calicular y relacionada con una escasa cementación de los huecos cercanos al cáliz, está poco desarrollada en nuestros afloramientos y se suele observar en relación con ejemplares que pueden ser considerados como semivacíos. Sin embargo la incidencia de este proceso en los niveles margosos ricos en solitarios con disepimientos (por ejemplo, Cerro de los Santos), nos indica que la estructura de éstos, con muchos y más variados huecos es más proclive a las dificultades en la cementación (la compresión abre vías nuevas para la circulación de fluidos facilitando la continuación del proceso de cementación y la gradual estabilización del resto coralino).

En casos de cáliz semivacío, como los observados en *Pentaphyllum expansum* o en *Ufimia cerezoi*, las regiones fracturadas son cubiertas por cemento de primera generación (turbio y epitaxial), indicándonos, que la compresión es aún más temprana que la precipitación del primer cemento.

Estas compresiones, correlativas con los aplastamientos caliculares, son diferentes y anteriores a la fracturación observada en muchos ejemplares. Es corriente ver fracturas rellenas por cementos que parten a los ejemplares principalmente en sus regiones más compactas (fig. 66-8). Otras muchas veces aparecen regiones de aparente fractura que sin embargo no implican una ruptura del ejemplar, si no simplemente una recristalización direccional en zonas de aspecto similar a una fractura en sentido estricto (lám. XXXVII-E y F)

La fase que rellena las fracturas es compleja y en general presenta la misma textura que muchos cementos de segunda generación, con lo que su momento de formación debe ser considerado coetáneo con los mismos. Así vemos cristales carbonáticos reorganizados según planos de cizalla reactivados y también fases silíceas (lám. XXXVII-E), aunque en general éstas son interpretadas como reemplazamientos de la parte carbonática citada (ver interpretación en el apartado de silicificaciones infracalicales).

***C-11-3) Recristalizaciones esqueléticas.-**

***11-3-1) COALESCENCIA:** En el apartado de biodegradación descomposición hablábamos de un fenómeno de contaminación de los bordes esqueléticos relacionado con recristalizaciones del relleno y removilización de la material orgánica que se difunde y penetra en la estructura esquelética, enturbiándola (lám. I-H).

Este fenómeno suele afectar preferentemente a regiones esqueléticas de forma cónica situadas en los bordes septales. Son los "conos" de tonalidad oscura que hemos descrito para *Cania griffithoides*, *Soschkinoephyllum? rodriguezi* o *Duplostella fedorowskii*. Estas estructuras, con el ápice del cono dirigido hacia el interior del septo, han sido interpretadas en la bibliografía como los productos finales de la total recristalización de septos originalmente trabeculares (ver SORAUF, 1983, OEKENTORP, 1974, BRÜLH & OEKENTORP, 1997) y están íntimamente unidas a láminas medias brillantes, también interpretadas como producto de la recristalización.

En nuestra opinión existen estos fenómenos de recristalización, aunque sólo son incipientes y no llegan a obliterar por completo la estructura original del septo. El proceso afecta principalmente a la región periférica de septos con una marcada diferenciación meso-estereoplasma original. Si el mesoplasma, como es el caso de *Cania*, es de gran amplitud, el estereoplasma incipiente sólo aparece en dominios discordantes que suelen tener forma triangular en corte transversal. Estos conos, que responden a una organización biogénica controlada por el relieve del mesoplasma, pueden ser más abundantes e incluso formar una capa externa continua (caso de *Soschkineophyllum? rodriguezi*).

En estos dominios, principalmente en su zona basal, se pueden observar fenómenos de coalescencia, que consistiría en la fusión progresiva de cristalitos con ejes "c" casi paralelos. En un caso avanzado, este proceso provoca la formación de un monocristal aparente que remarca aún más el contacto entre ambas fases (lám. XXXV-L). Estos conos, que dan un aspecto aserrado a muchos bordes externos de los septos, pueden enriquecerse fácilmente en impurezas, principalmente en las regiones caliculares en las que se desarrollan procesos de recristalización de la matriz con la consiguiente removilización de la materia orgánica dando un típico color oscuro respecto a las regiones mesoplásmicas².

La coalescencia entre elementos de la microestructura es un fenómeno corriente, pudiendo aparecer en muchas otras regiones no cónicas de los fósiles de corales. A pesar de ello pensamos que para la correcta identificación de la extensión del proceso es esencial hacer las observaciones basándose en lámina ultrafina, en la que los grosores de elementos superpuestos no den lugar a conclusiones erróneas. En nuestras poblaciones, la recristalización puede tener mayor o menor intensidad, pero en general siempre deja observar contornos de la dirección previa de los cristalitos que coalescieron, de modo que hasta en los casos de una mayor intensidad, pensamos que el fenómeno de coalescencia en sí no pasa de ser una recristalización incipiente (esto no implica que en otras poblaciones fósiles haya podido tener un efecto transformador más profundo).

*11-3-2) EUHEDRALIZACIÓN: Otro fenómeno común de recristalización dentro de los esqueletos es el recrecimiento de los cristales biogénicos, de modo que borran progresivamente su forma original a la par que pierden sus impurezas y desarrollan un mayor tamaño y bordes más geométricos (TOURNEUR & PLUSQUELLEC, 1992).

En general la euhedralización se observa principalmente en dos circunstancias diferentes: en zonas de borde esquelético, o en regiones internas, generalmente asociado con fracturación incipiente.

En las regiones de borde esquelético, como son los casos de las recristalizaciones observadas en los bordes de las perforaciones (FALCES, 1997, o la lám. XXXIV-H) la euhedralización es estática y suele conservar parte de las impurezas originales. En este caso la transformación rara vez llega a ser muy marcada y se limita a un pequeño retoque del tamaño y de la forma, siendo algo muy parecido y cercano a un recrecimiento epitaxial (e incluso sintaxial).

En regiones de fracturación o de esfuerzos direccionales graduales, los nuevos cristales suelen proceder de un fenómeno de euhedralización de los elementos de la microestructura original (lám. XXXVII-F). Sin embargo, cuando dicha fracturación es frágil y rápida, los cristales del relleno pueden perder el control de la fábrica previa, desarrollando texturas de cemento

² Las regiones mesoplásmicas abiertas, aunque no se establezca un fenómeno de enriquecimiento diferencial en materia orgánica en los conos, serán siempre más brillantes, ya que corresponden a regiones en las que los contactos cristalinos son graduales y a que los tamaños de los elementos son siempre menores.

esparítico (fig. 108).

Los cristales afectados por euhedralización en una zona de fractura incipiente pierden paulatinamente sus impurezas y parecen estirarse en el sentido de sus propias características morfológicas. Así, por ejemplo, una lamela acaba dando lugar a un cristal alargado de morfología rómbica. En los casos en los que el desarrollo de los cristales de la fractura continúa las direcciones impuestas por la euhedralización, acaba formándose una amplia zona de alargados cristales, en donde casi se pierden los bordes de la rotura (lám. XXXVII-F).

La euhedralización intraesquelética estática como la descrita en fase incipiente por PLUSQUELLEC, *et. al* (1993), o más desarrollada en TOURNEUR & PLUSQUELLEC (1992), parece ser más bien un fenómeno de coalescencia asociado a leves retoques euhedrales en los bordes de la nueva región cristalina. Este tipo de recrystalización es raro en nuestro material, correspondiendo quizás a condiciones de recrystalización más intensas que las desarrolladas en nuestros afloramientos.

**C-11-4) Fenómenos de cizalla (zig-zag presión).-*

Con zig-zag presión hacemos referencia a un fenómeno de reactivación de los planos de exfoliación, en el que se verifica la neoformación de barritas carbonáticas muy finas entre los planos reactivados. El aspecto en lámina delgada convencional es un enturbiamiento por la multiplicación de los nuevos contactos dentro de cada cristal. Proponemos el término "zig-zag presión" para diferenciarlo de las organizaciones biogénicas en zig-zag lamelar (ver apartado de nomenclatura), conceptos que como discutiremos más adelante han sido repetidamente confundidos en la literatura.

Este zig-zag en los casos más regulares debe su apariencia a la geometría de los estereoplasmas fibronormales, que da lugar a una morfología similar a una raspa de pescado (lám. XXXVI-C). Sin embargo, existen desarrollos en zig-zag que no siguen la fábrica previa, quizás debido a que la dirección del esfuerzo incidente cambia con el tiempo, haciendo que la deformación sea más heterogénea (lám. XXXVI-A).

Esta característica, que se refiere a la heterogeneidad de los esfuerzos, se revela a varios niveles:

- Asimetría dentro de una misma zona afectada, en donde el zig-zag presión no sigue la fábrica previa de los biocristales.

- Distribución desigual dentro de un mismo ejemplar, en el que coexisten zonas limpias, con otras muy afectadas.

- Distribución desigual a nivel de asociación, con la coexistencia de ejemplares muy afectados junto a otros limpios de alteración.

Pensamos que esta heterogeneidad se debe a que los esfuerzos responsables del proceso no son como en el caso de las compresiones, esfuerzos por carga litostática, sino más bien esfuerzos tectónicos de plegamiento y cizalla. Dichos esfuerzos son más intensos en zonas determinadas de las cuencas, además de actuar plegando sucesiones con abundantes estratos margosos en los que fueron enterrados la mayor parte de los ejemplares. Esto conlleva plegamientos disarmónicos y heterogéneos que al final acaban reflejándose en la misma incidencia y desarrollo del zig-zag presión.

En el capítulo de la Justificación de la Microestructura, ya hablábamos de este proceso y de su importante valor dentro de la discusión sobre la naturaleza de las microestructuras. Esto es así porque desde antiguo los autores que han discutido este tema, han incluido organizaciones originalmente biogénicas que también tienen una disposición en zig-zag, como proceso diagenético debido a reactivación de los planos de cizalla (KATO, 1963, OEKENTORP, 1974,

SORAUF, 1984). Esta confusión está aún vigente (BRÜL & OEKENTORP, 1997). Sin embargo es sencillo demostrar qué es cada cosa. Para ello lo mejor es observar las muestras en lámina ultrafina:

Vemos que los zig-zag lamelares en ángulo (que son las organizaciones clásicamente consideradas como diagenéticas) también se ven afectados por el verdadero proceso de cizalla, que reactiva los planos de exfoliación de los cristales lamelares (lám. XXXVI-B). En otras regiones en las que coexisten pasadas de lamelas y bandas fibronormales, vemos además que el proceso afecta por igual a ambas capas (XXXVI-C).

El zig-zag presión afecta también, aunque con menor intensidad, a zonas de los cálices, lo que nos da una buena oportunidad para comparar y ordenar los procesos caliculares respecto al esfuerzo tectónico. En muchos casos se observa cómo las empalizadas calcíticas de recristalización se ven afectadas por zig-zag presión, lo que implica que éste empezó cuando dichas empalizadas ya se habían formado. Así mismo el zig-zag presión es posterior a los cementos calcíticos de primera y segunda generación, a los cuales también afecta (lámina XXXIV-L).

Sin embargo existen zonas cizalladas en el mismo cáliz que son posteriormente fracturadas (la cizalla aparece en fragmentos dando la sensación de ser anterior), lo que parece indicar que la cizalla se continuó con otros fenómenos de presión (quizás distensivos) activos con posterioridad.

**C-11-5) Acículas en zonas esqueléticas.-*

Recristalizaciones de estilo acicular, pero menos numerosas y diferentes en cuanto a su morfología, se observan esporádicamente en aquellos ejemplares en los que los procesos de alteración diagenética parecen haber sido más intensos, variados y persistentes.

A diferencia de las acículas desarrolladas en los rellenos, estas acículas presentan lados y terminaciones muy rectas, lo que hace que las zonas recristalizadas presenten una morfología rectangular, alargada en sección. Tampoco llegan a formar regiones de gran densidad, irradiando por lo normal, desde la muralla externa hacia el interior (lám. XXXVI-D1). La forma ha sido investigada mediante cortes transversales y un corte longitudinal, tangencial a la muralla. La conclusión es que las acículas corresponden a secciones de planos que parten de la muralla externa (la forma exacta de dichos dominios no ha sido aún totalmente establecida).

Entre estas acículas se han observado estadios incipientes, en los que antes de producirse la recristalización (aún podemos observar los cristales biogénicos), aparece la forma futura de la acícula, marcada por una concentración anormal de materia orgánica (filamentos y grumos grises) dentro de dos planos paralelos que de algún modo llegan a establecerse en la masa esquelética (lám. XXXVI-D2).

En estados más avanzados acaban formandose acículas más gruesas por la adición de varias acículas finas más o menos paralelas. A medida que el dominio se va haciendo más ancho se van perdiendo las impurezas y los cristales de calcita ya limpios y más idiomorfos crecen de tamaño hasta parecer componentes de un mosaico esparítico (XXXVI-D1).

Estas recristalizaciones son posteriores al proceso de zig-zag presión, llegando a observarse en su interior inclusiones de cristalitos cizallados (XXXVI-D1). Por otro lado, la morfología y desarrollo de los cristales internos de cada acícula podría indicar un tipo poco definido de euhedralización (XXXVI-D2)

Finalmente, la sílice de borde de la muralla externa cubre las acículas, indicándonos que el periodo de formación de las mismas está entre la cizalla y la última fase de silicificación. Esta sílice cubre tanto zonas incipientes como zonas de recristalización más avanzada, indicándonos

que cuando actuó la silicificación el desarrollo de las acículas ya se había detenido. Esta separación en el tiempo de ambos procesos concuerda con el hecho de que en ningún caso se silicifica el interior de los dominios aciculares, al contrario de lo que sucedía en las acículas de los cálices.

Interpretamos que tanto las acículas caliculares como estas que acabamos de describir, corresponden al mismo proceso, aunque verificado en regiones diferentes y por tanto con resultados diferentes (de ahí denominarlas con el mismo término descriptivo).

**C-11-6) Sílice reemplazante en zonas infracaliculares.-*

La sílice adopta diversas formas en las regiones infracaliculares, aunque en general podemos dividir las diferentes texturas, en aquellas que se desarrollan afectando a zonas esqueléticas y aquellas otras silicificaciones que afectan a los cementos.

-Silicificaciones en zonas esqueléticas: En la mayoría de los ejemplares es muy corriente observar zonas aparentemente aleatorias anormalmente turbias que en detalle suelen corresponder a un fenómeno de silicificación incipiente (lám. XXXV-I). En este caso los cristales son de cuarzo criptocristalino. Esta silicificación no parece muy selectiva en cuanto que se establece en muy distintas regiones microestructurales, desde láminas medias, hasta regiones de tejido lamelar masivo, aunque para corroborarlo, quizás sería necesario un estudio estadístico de su distribución.

Las observaciones respecto a este tipo de sílice nos ha llevado a identificar un orden respecto a las texturas. Así, en muestras con manchas maduras de silicificación, se observa que las regiones turbias pueden aparecer más densas, e incluso borran la fábrica microestructural sobre la que nuclean. En regiones totalmente emborronadas, aparecen puntos de cuarzo brillante. En algunos casos se observa una reestructuración de la mancha, e incluso llegamos a ver lados geométricos de un cristal de megacuarzo que aún no está totalmente formado (lám. XXXVII-L). El estadio de silicificación más avanzado sería la conversión completa de la mancha sílicea original, en un cristal idiomorfo de cuarzo, perfectamente homogéneo y de lados geométricos, en el que, eso sí, siempre podemos observar algunas inclusiones carbonatadas (lám. XXXVII-L).

Las manchas iniciales de sílice no siempre son amorfas. En algunos casos observamos que forman anillos, cuya génesis quizás tenga que ver con fenómenos de difusión química del fluido reemplazante (lám. XXXVII-H).

Otras veces la sílice se desarrolla a favor de los bordes externos de las estructuras (principalmente, muralla externa y paredes del cáliz). Esta recristalización de borde, respeta los rellenos y morfología de las perforaciones, debido a que dichos rellenos ya son de naturaleza arcillosa (lám. XXIX-6b). Cuando la sílice de borde muestra un máximo reemplazamiento, se observan terminaciones idiomorfas en el borde posterior de la silicificación, aunque siempre son de pequeño tamaño. En la zona externa de la sílice de borde pueden llegar a formarse anillos de beekita, aunque esto es poco usual en nuestros ejemplares (al igual que la sílice de borde es también poco usual). Este tipo de silicificación es sin embargo muy corriente en otros tipos de asociaciones de corales con disepimientos (por ejemplo en estratos bioconstruidos como los de la unidad 1 de los Santos de Maimona).

Estas tres tipologías principales de silicificación en zonas esqueléticas son seguramente parte de un mismo proceso reemplazante. Texturas y distribuciones similares han sido ampliamente descritas en la bibliografía, siempre enfatizando el carácter selectivo de la silicificación (ver por ejemplo SORAUF, 1984 para corales solitarios ó DALEY & BOYD, 1996 para braquiópodos en donde además hay una buena recopilación bibliográfica). En nuestro caso este carácter selectivo parece observarse sólo respecto a si la alteración se localiza en los bordes entre

el sedimento y el fósil (sílice de borde) o bien si la alteración es completamente interna; dentro de este último caso no hemos podido identificar una mayor frecuencia de silicificaciones en un tipo u otro de microestructura y mucho menos relacionarla con un determinado taxón o grupo de taxones más proclives.

-Sílice reemplazante en zonas de cementos.- Esta tipología de sílice está relacionada con el reemplazamiento de los cementos infracaliculares, tanto en los huecos intraesqueléticos como en las fracturas, pudiéndose en algunos casos observar su continuidad (XXXVII-G).

Dicha sílice tiende a formar cristales tabulares de cuarzo que muchas veces pasan de lóculo a lóculo interseptal. Estos megacuarzos de extinción recta, son similares a los megacuarzos de las manchas silíceas en los cálices y como ellos, están plagados de inclusiones carbonáticas, aunque en este caso estas inclusiones son de mayor extensión y de morfología también tabular. En las regiones donde las inclusiones son más abundantes se observa que la textura del carbonato tampoco correspondería a la de un cemento.

Una conclusión posible es que la recrystalización silícea está precedida por un precursor calcítico, cuya morfología no se corresponde tampoco con la de posibles cementos originales. Esta sucesión de eventos se observa en el relleno de fracturas en la región infracalicular. En algunos casos (fig. 108) se observa cómo la recrystalización asociada a la fractura (en principio una ehedralización), convierte el carbonato esquelético en cristales alargados y cómo éstos finalmente son sustituidos por megacuarzo con inclusiones.

Pero ¿qué sentido tiene este precursor calcítico?. La observación detallada de muchos ejemplares en los que observamos estos procesos, parece indicar que la morfología tabular se debe a una reorganización de los cementos originales inducida posiblemente por la reactivación de los planos de cizalla.

Podemos ver cómo muchos huecos interseptales parecen sufrir una reorganización o coalescencia de los cristales de la primera fase de cemento epitaxial, que pierde su morfología y la distribución de sus impurezas, con la desaparición de su color turbio original (lám. XXXVII-C). Por otro lado, los cementos en mosaico de la 2ª fase, parecen aumentar el tamaño de sus cristales y adquieren morfologías diferentes, remarcadas por los planos de exfoliación, alejándose del aspecto típico de una textura en mosaico (fig. 108 y lám. XXXVII-D). La reorganización de los cementos resalta el límite entre la fase epitaxial y la más interna, provocando un aspecto de "caja" (fig. 108).

En nuestra opinión, los planos de exfoliación reactivados son los responsables del aspecto tabular de los dominios de la nueva calcita, así como de la dirección y desarrollo de la silicificación monocristalina subsiguiente y de la forma de las inclusiones observadas. Esto puede observarse en algunas zonas donde el proceso sólo es incipiente (fig. 108).

Una posibilidad que podría explicar esta textura sin tener que recurrir necesariamente a una recrystalización de cementos calcíticos previos, es que, al menos en parte, los cementos de segunda generación estarían precipitando a la par que se desarrolla el proceso de cizalla, siendo este proceso el que controlaría la distribución del mosaico. Esta hipótesis colocaría la formación de los cementos de segunda generación coincidentes con la fase de plegamiento de la cuenca.

**C-11-7) Fenómenos de disolución.-*

Como decíamos al principio, la disolución sólo llega a ser importante en los ejemplares hallados en los niveles lutíticos con goniatites de la unidad 7, en Los Santos de Maimona. Tanto las partes esqueléticas como los cementos carbonáticos precipitados en los huecos intraesqueléticos aparecen completamente disueltos. Este fenómeno afecta a todos los restos de

composición calcítica del afloramiento, principalmente, braquiópodos, crinoides, briozoos y trilobites, siendo menos llamativa tanto en los restos de goniatites como en los restos vegetales observados.

Los restos como los corales, con tecas más gruesas, quedan como moldes internos y externos cubiertos por una pátina ferruginosa de color naranja (limonitización). El hueco correspondiente a las partes disueltas se conserva con su morfología original, sin que hallamos observado fenómenos de colapso o relleno geopetal (lám. XXXVII-J).

La conservación de la integridad de los huecos dejados por la disolución parece sugerir que el fenómeno se produjo en una fase posterior a la compactación y cementación parcial del sedimento. Dado que la película ferruginosa aparece también sobre el molde de huecos subcaliculares, es de suponer que la citada película es posterior a la disolución, a modo de cemento parcial ferruginoso. El momento de producción de la alteración debió ser tardío y posterior a la deformación e incluso probablemente telodiagenético (quizás un ambiente cercano al desenterramiento).

Esto concuerda con la conservación diferente para goniatites, cuya concha aragonítica debió desaparecer por disolución temprana (previa a la compactación) y de este modo no conserva su hueco.

***C-12) Síntesis e interpretación general de los procesos de alteración diagenética.-**

Los procesos diagenéticos que hemos descrito hasta aquí proceden de distintos afloramientos de tal modo que su desarrollo, distribución e incluso su presencia o ausencia, es más o menos diferente en cada uno de ellos, como veremos en la descripción de la tafonomía de poblaciones. En cualquier caso podemos proponer un orden temporal aproximado para todo el conjunto y a partir de este esquema diferenciar posteriormente esquemas similares para los conjuntos tafonómicos que consideremos en el siguiente epígrafe.

La discusión de este apartado está basada en el gráfico adjunto (fig. 110). En este esquema hemos incluido también los procesos bioestratinómicos. El primer detalle importante que resalta es que no hemos observado ninguna evidencia de que alguno de los procesos fosildiagenéticos comienza en el intervalo de reelaboración, uno de los argumentos para considerar que esta reelaboración es de escasa importancia.

Si seguimos las interpretaciones propuestas para la formación de los cementos calcíticos primario y secundario, tendríamos una frontera diagenética temprana, en la que pasamos de ambiente freático marino (cementos epitaxiales de 1ª generación) a freático continental (cementos en mosaico de 2ª generación). Respecto a esta barrera hemos de distribuir los fenómenos tempranos de compresión y recristalización como son empalizadas, mosaicos primarios, 1ª fase de silicificación y quizás también el comienzo de la coalescencia y contaminación de los bordes esqueléticos.

La compresión es el primer proceso en aparecer: comenzaría algo antes que la cementación epitaxial, ya que ésta afecta a zonas infracaliculares ya rotas. Su relación temporal principalmente respecto a las empalizadas, implica que éstas comenzarían su desarrollo algo más tarde, activadas por la creciente compresión. Esto mismo puede valer para los mosaicos, aunque en éstos quizás el desarrollo es independiente del efecto de la compactación, relacionados como están con la formación temprana de moldes concreccionales, proceso que puede comenzar incluso antes del enterramiento completo.

Dada la estructuración interna de la primera fase de la sílice reemplazante en las zonas incipientes, parece relacionada con un determinado tipo de alteración de materia orgánica posiblemente original, presente en los rellenos (recordemos las alineaciones de grumos y

filamentos presentes en las manchas), así como a la composición de los mismos, principalmente a un mayor contenido en arcilla. De este modo podemos suponer que dicha silicificación comenzaría tempranamente, con la alteración de la materia orgánica.

Dicha primera fase de la sílice reemplazante observada en los cálices, afecta a zonas ya comprimidas, por tanto podemos deducir que el proceso de su formación continúa activo cuando ya ha terminado la distorsión. Además, como parece coexistir con las últimas fases de la formación de las empalizadas, éstas tendrían un tiempo de formación similar.

Todas estas texturas parecen corresponder a fenómenos restringidos a la diagénesis temprana, aunque no tenemos criterios definitivos para deducir si ésta tuvo lugar en ambiente marino o por el contrario ya se desarrolló en un ambiente de influencia continental. A pesar de todo, los criterios texturales de continuidad y homogeneidad en los procesos, parecen indicar un mismo ambiente para todos ellos. Si este ambiente fuera de influencia continental deberíamos interpretar un cambio demasiado rápido, por lo que nos inclinamos más por que dichos procesos tuvieran lugar principalmente en ambiente de influencia marina.

Alineaciones orgánicas similares a las observadas en la sílice reemplazante, podrían ser la guía para un posterior proceso de recristalización de segunda generación que formaría las acículas de los rellenos. Familias de planos con este tipo de alineaciones, quizás inducidas por la deformación, se desarrollarían en zonas especialmente ricas en materia orgánica.

En el caso de las asociaciones en las que se observan fenómenos de cizalla importantes, las acículas son posteriores a los mismos y por tanto existiría un intervalo de tiempo desde el comienzo de la reorganización de la materia orgánica y la formación de la primera fase de sílice reemplazante, hasta que comenzase el proceso. Paralelamente a las acículas hemos situado en el tiempo la formación de otras recristalizaciones de segunda generación, que actúan sobre mosaicos previos.

Esta explicación respecto a la formación de las acículas, no es completamente satisfactoria, dado que no explica en detalle el mecanismo de reorganización de la materia orgánica y porque la suposición de que sea la deformación la que fomenta en cierto modo la estructuración descrita, no es del todo evidente. Este tema debe ser investigado con mayor profundidad y quizás una buena línea de indagación sea un estudio isotópico basado en microsonda que pueda caracterizar de algún modo las diferentes texturas consideradas.

Siguiendo la interpretación de SORAUF (1984), los cementos de segunda generación corresponderían a la continuación del proceso de cementación, pero en ambiente freático continental. Estos cementos son afectados por zig-zag presión y por tanto deben considerarse anteriores o coetáneos a la cizalla. Durante la misma se fomentaría la recristalización de las organizaciones originales de cementos previos (al menos los de 1ª generación o epitaxiales) y/o la cristalización de cementos orientados bajo estas fuerzas. Esta recristalización y/o cementación bajo cizalla, crearía la organización tabular base para la silicificación post-cinemática que se desarrolla a continuación.

Esta silicificación post-cinemática, afecta también a las manchas de sílice reemplazante de los cálices y al cemento carbonático de las fracturas. Además constituye la principal fase de silicificación en zonas esqueléticas, aunque no podemos descartar que en estas partes la silicificación pudiera haber comenzado antes. El efecto de esta segunda fase de silicificación, es la producción de grandes cristales de extinción recta. En las manchas silíceas de los rellenos y quizás también en las manchas de los esqueletos el proceso debe considerarse en realidad una recristalización de sílice criptocristalina, a megacuarzo. Parejamente a esta segunda silicificación, hemos situado también las escasas apariciones de cementos silíceos en mosaico en las zonas más internas de los huecos interseptales.

Dado que las fracturas corrientemente muestran un reemplazamiento silíceo de este tipo, debemos considerar que su fase principal es previa, coincidiendo más o menos con los fenómenos de cizalla. Interpretamos que los fenómenos de disolución bajo presión comienzan a funcionar a partir de la consolidación completa de los rellenos caliculares y su extensión en el tiempo seguramente alcanza a la de las últimas silicificaciones.

Los procesos de recristalización y alteración esquelética, como son contaminación o coalescencia, pueden haber comenzado a funcionar a la par que el resto de los procesos de recristalización primarios, aunque no tenemos criterios para determinar exactamente la extensión y duración de estos procesos. La ehedralización, al estar principalmente relacionada con las fracturas, la hemos restringido al intervalo inferido para éstas.

Finalmente hemos supuesto una fase telodiagenética de alteración para las disoluciones observadas en las facies lutíticas de la unidad 7 de Los Santos. Además se incluye un apartado para recoger todos los fenómenos de meteorización que afectan a los ejemplares rodados.

*** C-13) Grado de remoción (resedimentación y/o reelaboración). -**

Este apartado ya ha ido siendo comentado en parte dentro de todos los anteriores. Las dificultades para afirmar que un ejemplar presenta realmente reelaboración, son numerosas y complejas, tanto que en los porcentajes que utilizaremos en la tafonomía de las asociaciones, hablamos de cantidad mínima de ejemplares reelaborados, existiendo la sospecha de algunos otros más, aunque ésta no se pueda demostrar. Las dificultades son, como ya hemos ido señalando:

-Muchos procesos bioestratinómicos están retocados e incluso borrados por procesos alterativos posteriores, principalmente provenientes de la diagénesis avanzada (estilolitos), la telodiagénesis (ver procesos de disolución en telodiagénesis) y más activamente, por los fenómenos alterativos de afloramiento (disoluciones, facetas, etc...).

-La misma naturaleza de los corales como organismos, sésiles y en general semiinfaunales (es decir que en vida ya están semienterrados), complica necesariamente la deducción de su grado de remoción (ver apartado de compresiones).

El conjunto de criterios (todos juntos se observan en el ejemplar de la lám. XXXVII-B) que hemos utilizado para distinguir ejemplares reelaborados o al menos con un mayor tiempo de alteración bioestratinómica son:

- Hallazgo de facetas de abrasión cubiertas por sedimento.
- Una mayor intensidad y extensión de fenómenos de perforación.
- Incoherencia entre el relleno calicular y la matriz sedimentaria, donde el relleno calicular suele ser más fino.

En cualquier caso resulta obvio que las reelaboraciones observadas siempre son de escasa entidad temporal, como demuestra la relativa homogeneidad de los rellenos o el hecho de que no se observa ningún caso en el que una alteración de la diagénesis temprana sea afectada por procesos bioestratinómicos (ver apartados correspondientes).

Estas reelaboraciones de escasa entidad son interpretadas como correspondientes a removilizaciones masivas de niveles *in situ*, por fenómenos locales de tipo tempestítico (por ejemplo el nivel 14" de la Sierra de la Estrella) o turbidítico (por ejemplo las asociaciones de Mogotes 4) que implican ejemplares de los mismos taxones de los niveles próximos, así como un mismo tipo de sedimento y conservaciones similares.

***D) Atributos de las asociaciones tafonómicas.-**

***D-1) Introducción.-**

Tras la exposición de los procesos tafonómicos observados, pasamos a realizar una descripción e interpretación tafonómica de las diferentes asociaciones, basándonos tanto en los datos porcentuales sobre los procesos como en la composición taxonómica observada.

En estas discusiones faltan datos sobre algunos procesos descritos en la discusión anterior, principalmente aquellos correspondientes a las recristalizaciones del esqueleto, como euhedralización, coalescencia o contaminación. Ello es debido a que tales datos resultan difíciles de cuantificar y a que en general no parecen mostrar grandes diferencias entre los conjuntos, excepto quizás en Sierra Cabrera, con una mayor intensidad. Tampoco hemos incluido los datos de meteorización actual, que ya fueron someramente indicados en la descripción general.

Los datos de porcentajes de la incidencia de los procesos que daremos en cada asociación están obtenidos sobre un 70% total de los ejemplares pertenecientes a todos los taxones. El restante 30% no se ha estimado, principalmente por la ausencia de suficientes cortes y de tiempo para realizarlos. A pesar de ello las conclusiones tafonómicas pensamos que son válidas, aunque el detalle de los datos porcentuales podría ser ligeramente retocado en el futuro.

***D-2) Asociaciones en la cuenca de Los Santos de Maimona.-**

***D-2-1) Introducción.-**

La cuenca de Los Santos es un retazo paraautóctono de carbonífero homogéneo y con una características faciales que indican que corresponde efectivamente a una cubeta independiente. En su columna sedimentaria se han distinguido una serie de unidades reconocibles en toda su extensión. Un resumen más detallado de sus características ha sido incluido en la introducción geológica y en la exposición de este capítulo, en cada afloramiento particular. Esta información puede completarse consultando la monografía sobre la cuenca de RODRÍGUEZ, *et al.* (1992).

De los 494 fósiles de corales recogidos en la cuenca, 456 pertenecen a formas determinables (5 de ellos son formas raras que no hemos incluido en ningún grupo de los estudiados), 24 a restos fragmentarios que impiden su determinación taxonómica y 14 a restos de corales con disepimentos, normalmente reelaborados y mezclados en las asociaciones.

Estos fósiles aparecen en 7 afloramientos principales, correspondientes a 5 de las 8 unidades diferenciadas en la cuenca, casi siempre en facies margosas. Los conjuntos más numerosos y representativos son los de Las Pilitas (255 ejemplares, contando 15 fragmentos inclasificables y 11 formas con disepimentos), que corresponde al techo de la unidad seis, y La Alameda (161 ejemplares, contando 9 fragmentos inclasificables y 2 ejemplares con disepimentos) correspondientes aproximadamente al techo de la unidad cuatro y base de la unidad 5. Existen asociaciones representativas también al techo de la unidad 3 (Sierra Cabrera y Cerro Armeña) y en otros puntos de la unidad seis (Mogotes 4). Además han aparecido corales dispersos en la unidad uno (nivel 3 de la colina de Los Santos), a techo de la unidad 4 en Cerro Armeña y Rivera de Robledillo, y en la unidad 7 (Rivera de Guadajira).

***D-2-2) *Afloramiento del Cerro de los Santos* (tramo 1).-**

*** D-2-2-1) *Descripción taxonómica.*-**

Este tramo corresponde al primer evento de sedimentación carbonatada registrado en la cuenca de Los Santos. En él abundan los corales rugosos, aunque pertenecen a otros tipos ecológicos, como son formas coloniales y grandes solitarios con disepimientos. Sin embargo en la base de la sección tipo del tramo, situada en el Cerro de Los Santos, más concretamente en el nivel 3A, que corresponde a una litología margosa y poco fosilífera, fueron recogidos solamente cinco ejemplares de corales solitarios sin disepimientos, que han sido incluidos en una misma especie, *Maimonella lamellatum*, prácticamente ausente en el resto de las localidades.

***D-2-2-2) *Descripción e interpretación tafonómicas.*-**

Tales corales presentan rasgos tafonómicos comunes, destacables principalmente en lo que se refiere a los procesos bioestratinómicos. En estos cinco ejemplares completos en los que no aparecen roturas (bordes caliculares y ápices conservados), se observa el desarrollo de un tipo de bioerosión que no vemos en otros afloramientos: consiste en perforaciones asignables al ichnogénero *Conchotrema* y otros de mayor tamaño, asignados a *Trypanites*, con la notable ausencia de microperforaciones de talofitas.

Dadas las características de las perforaciones, los organismos que colonizaron la muralla externa y el cáliz, lo hicieron una vez muerto el organismo (ver reconstrucción más detallada en FALCES, 1997) e inhibieron la proliferación de microperforaciones de talofitas. Estos fenómenos implican resedimentación, principalmente en lo que se refiere a *Conchotrema*, pues afecta a toda la muralla externa por igual, pero no transporte tractivo ya que no se observa rotura. La intensidad de este tipo de perforación varía de un ejemplar a otro. Otros detalles como son el tipo y tamaño de grano del relleno o la compresión calicular, son también variables, de modo que en dos ejemplares el relleno es una encrinita de grano grueso, mientras que en el resto, el relleno es una marga de grano fino. Estas diferencias implican cierta mezcla tafonómica, aunque debido a la homogeneidad morfológica, no debe ser considerada notable.

En cuanto al compresión, dado que los cálices no son profundos y la forma general es recumbente, la deformación no es importante (leve en dos ejemplares). Las transformaciones del relleno consisten básicamente en recristalizaciones de tipo empalizada y mosaicos incipientes de haces en algunos lóculos. No se observan silicificaciones reseñables ni fenómenos de cizalla o de disolución bajo presión.

***D-2-3) *Afloramiento de Sierra Cabrera* (niveles margosos a techo del tramo 3).-**

*** D-2-3-1) *Descripción taxonómica*, (ver tabla de datos y diagrama de frecuencias)-**

El afloramiento de Sierra Cabrera se sitúa en la continuación al noroeste de las unidades carbonáticas que comenzaban a observarse en el Cerro de los Santos. Es una zona elevada respecto al valle ocupado por los detríticos de la unidad cero y está intensamente plegada. Su situación es muy próxima al borde tectónico de la cuenca, con amplias zonas de dolomitización.

De los aproximadamente 35 restos recogidos en Sierra Cabrera, 26 corresponden a corales solitarios y de ellos 23 son determinables (los otros tres corresponden a cálices incompletos).

De entre los 9 que no son corales solitarios, 5 corresponden a fragmentos de solitarios con disepimientos y los otros 3 a tallos de crinoideos.

De la composición taxonómica destaca la presencia de un elevado porcentaje en formas

del plexo de *Rylstonia* (9 de 23, 40%) y la aparición de formas peculiares del plexo de *Sochk.?*-*Clav.?* (4 ejemplares) a las que se asocia un ejemplar incluido en *Duplostella fedorowkii* (ver discusiones). Los rotifilidos están también representados con 5 ejemplares, 3 de ellos pertenecientes a *R. hudsoni*, cantidad notable teniendo en cuenta que esta especie sólo cuenta con 9 ejemplares. Además están representadas con 1-2 ejemplares las especies *Maimonella variabilis*, *Ufimia cerezoi* y *Pentaphyllum expansum*.

Todos los ejemplares estudiados son formas adultas, entre las que abundan los hábitos de gran longitud (de ceratoides a cilíndricos) y crecimientos abiertos, con buen desarrollo del tabulario.

* D-2-3-2) Descripción bioestratinómica.-

Los ejemplares con disepimientos, entre ellos 3 de *Rylstonia*, y por otro lado, el ejemplar de *P. expansum* muestran evidencias de abrasión (pérdida de la muralla externa) aunque seguramente ésta sea debida a meteorización actual. El resto de los ejemplares identificables están más o menos completos.

La microperforación presenta una incidencia media a baja, siendo escaso el número de ejemplares en los que se haya observado perforación intracalicular. Los restos sin muralla externa en ningún caso muestran estas señales, observación que apoya nuestra conclusión de que dicha abrasión es actual.

La compresión es media, estando presente en todos aquellos ejemplares con cáliz algo profundo (cálices realmente profundos no aparecen en este afloramiento). En dos de los casos se observan síntomas de cálices parcialmente vacíos.

El relleno sedimentario es variable. En los ejemplares que fueron recogidos con sedimento adosado (8 en total), el relleno calicular coincide con el sedimento adyacente en 6 casos y es más fino en otros 2. El sedimento adosado es una caliza packstone de grano grueso, con escasos litoclastos, rico en grandes placas de crinoideos.

Por el contrario, la mayoría de los ejemplares sueltos, presentan relleno margoso de grano fino, con un mayor o menor porcentaje de bioclastos. Hay sólo un ejemplar con textura packstone, aunque es de bioclastos pequeños y mayor contenido en feldespatos.

*D-2-3-3) Interpretación bioestratinómica.-

Entre los ejemplares recogidos hay al menos integrantes de dos o tres niveles diferentes (a juzgar por la diversidad de rellenos, hay al menos dos niveles representados). A pesar de todo, las evidencias de reelaboración son escasas (bajo grado de perforación, no se observan facetas, sólo dos casos de relleno incoherente). Por otro lado, el desarrollo de formas abiertas con amplios tabularios y un gran porcentaje de corales con disepimientos (entre ellos, *Rylstonia*) nos indican cierta homogeneidad, de modo que los ejemplares aún con sus diferencias, debieron ser en principio de ambientes relacionados, que principalmente por las características morfológicas que hemos citado (estructuras abiertas, porcentaje de corales disepimentados), quizás corresponden a ambientes más someros que los propios de otras asociaciones de corales solitarios de la cuenca.

Esto además concuerda con la posición estratigráfica (techo del tramo tres), que en su parte masiva, corresponde a las facies más someras de toda la cuenca, y al hecho de que en ningún otro afloramiento (excepto quizás en el nivel 24 de Cerro Armeña), encontramos la asociación que hemos descrito.

*D-2-3-4) Descripción de la diagénesis.-

Las alteraciones, tanto caliculares como infracaliculares, son abundantes y peculiares,

alcanzando en algunos casos una gran intensidad.

La incidencia de las empalizadas calcíticas en las matrices es media a baja (17%), desarrollándose preferentemente en aquellos rellenos más margosos (se observa en todos los ejemplares de *Rylstonia* que muestran un cáliz desarrollado) y apareciendo en algunos casos recrystalizada, con la pérdida casi total de su aspecto fibroso original.

El grado de recrystalización en el seno de los rellenos es bastante marcado, con el desarrollo de mosaicos de pseudoesparita. En las matrices más margosas, aparecen recrystalizaciones heterogéneas de aspecto pseudodetrítico. También muchos bioclastos y en general los rellenos parecen haber perdido su coloración original, quizás debido a fenómenos de removilización de la materia orgánica y en relación con los intensos fenómenos de contaminación esquelética observados (ver más adelante).

Alrededor de algunos bioclastos, como las placas de crinoides, observamos que la recrystalización de la matriz acaba dando lugar a zonas de recrecimiento sintaxial, que dan la sensación falsa de un cemento. Esta conclusión puede obtenerse al observar detenidamente la textura del relleno calicular de algunos ejemplares (ver fig.), en general de tipo caliza wackestone, en la que es incoherente un cemento sintaxial.

La recrystalización en las partes esqueléticas referida a contaminación y coalescencia, llega a ser más marcada que en ningún otro afloramiento estudiado. Ambos procesos provocan la aparición de tonos distintivos y muy contrastados en las diferentes dominios microestructurales de los ejemplares (aspecto aserrado en los bordes septales, etc...).

Aunque el frente de dolomitización observable en el campo no parece haber afectado a nuestro material, es evidente que los efectos de un intenso plegamiento afectan a casi la mayoría de los ejemplares, con un gran desarrollo de zig-zag presión (aproximadamente, un 50%) así como estilolitización intensa, observable en todas las muestras con sedimento adosado. Posterior al zig-zag presión, aparecen al menos 5 ejemplares con desarrollo de acículas infracaliculares en el esqueleto. En dichos ejemplares no se observan sin embargo acículas en el relleno.

Acículas caliculares se observan en cuatro ejemplares de relleno margoso fino, con efectos menores de zig-zag. Las acículas son finas y síliceas criptocristalinas.

La sílice reemplazante, tanto en el relleno calicular como en los cementos, aparece poco desarrollada (3 ejemplares, 11,5%). Sin embargo la aparición de sílice con textura en mosaico en la zona interna de los huecos interseptales (cemento síliceo) está mejor representada (30%), al igual que las silicificaciones intraesqueléticas, tanto de borde como dispersas por el esqueleto (50%). En algunos casos la sílice en mosaico aparece en conexión con sílice de borde, afectando así a zonas esqueléticas (lám. XXXVI-D1).

***D-2-3-5) Interpretación de la diagénesis.-**

El conjunto de Sierra Cabrera alcanza en sus procesos diagenéticos una gran intensidad. Principalmente destacan las recrystalizaciones y el desarrollo de fenómenos de cizalla importantes. Como decíamos esto puede deberse a que el afloramiento corresponde a una de las zonas más intensamente plegadas, además de estar pegada al cabalgamiento que conforma el borde norte de la cuenca.

Al contrario que la intensa deformación observada en la microestructura, los ejemplares comprimidos son escasos, lo que parece indicar concrección temprana y/o cálices someros, datos que concuerdan con la interpretación paleoambiental, (el proceso de concrección es más favorable en ambientes someros).

La formación de acículas en el esqueleto posteriores a la cizalla pero anteriores a la 2ª fase de silicificación es un fenómeno casi restringido a este afloramiento y cuya interpretación

hemos querido relacionar con las acículas caliculares debido a que en ambos casos existe relación con alineamientos orgánicos previos. No sabemos exactamente a qué se debe la conformación de estos dominios planares, pero hemos argumentado que, al igual que las acículas caliculares, quizás estarían inducidos por los esfuerzos de algún modo que no sabemos precisar.

En ningún caso los mosaicos de recristalización observados en los cálices (ni tan siquiera las empalizadas) aparecen afectados por la cizalla, por lo que seguramente su conformación definitiva tuvo lugar con posterioridad, a la par quizás que la formación de las acículas esqueléticas. De hecho son pocas las señales observables, de alteración diagenética previa a la cizalla, lo que podría significar que en este afloramiento los fenómenos compresivos quizás comenzaron muy tempranamente y estuvieron activos durante mayor cantidad de tiempo y con mayor intensidad.

***D-2-4) Afloramientos de la Alameda** (alternancia de calizas y margas de los tramos 4 y 5).-

***2-4-1) Descripción taxonómica** (ver tabla de datos y diagrama de frecuencias)

Los afloramientos de la Alameda conforman una banda de niveles calizos, continuación natural del tramo 4, tal y como fue descrito en el Cerro Armeña (RODRÍGUEZ et al., 1992, pg. 78-79). Dicha banda se sitúa pegada al borde norte de la cuenca y muestra plegamientos disarmónicos localmente muy desarrollados (La Alameda I). Esta circunstancia complica aún más la condición de rodados de los ejemplares, pudiendo provenir éstos de cualquier nivel de la parte alta de la sección.

Parte de los ejemplares (20 de un total aproximado de unos 150 identificables) sin embargo han sido separados porque fueron recogidos más allá de la colina de La Alameda II, en una zona más llana y cubierta, en lo que correspondería al tramo 5 en la sucesión estratigráfica normal.

Los ejemplares del tramo 4 provienen principalmente de dos puntos, que corresponden a dos colinas contiguas, La Alameda I (situada más al noroeste) y La Alameda II. Dichos afloramientos son muy parecidos y a excepción de los citados ejemplares de la unidad 5 en La Alameda II, no haremos más distinciones.

En La Alameda el número de fragmentos inclasificables de corales solitarios es de unos 10 ejemplares (7,6%), siendo más bajo el número de fragmentos de coloniales o solitarios con disepimientos asociados (2 casos, 1,5%). La fauna acompañante consiste en abundantes braquiópodos (alrededor de 30 ejemplares pero casi todos pertenecientes a un mismo taxón, ver MARTÍNEZ CHACÓN & LEGRAND-BLAIN, en RODRÍGUEZ, et al., 1992, pag. 120-121), tallos de crinoideos, 4 colonias de michelinomorfos y algún cefalópodo (2 ortocerátidos pequeños y un goniatites piritoso).

Pese a lo que hemos dicho respecto a la incertidumbre sobre la posición de los ejemplares dentro del tramo, la distribución de taxones parece indicar homogeneidad y una baja diversidad específica respecto a la observada en los otros afloramientos. El grupo más abundante corresponde a *Zaphrentites* spp. (alrededor de 50 ejemplares), aunque éste puede ser subdividido en 6 morfogrupos diferentes. El siguiente grupo en abundancia (alrededor también de 50 ejemplares) lo constituyen formas caninoides entre las que son corrientes hábitos amplexoides o aulares (*Cania* y *Maimonella*). En tercer lugar tenemos formas del plexo de *Sochkineophyllum*?-*Claviphyllum*? (21 ejemplares) relacionadas con *Zaphrentites* spp., siendo el resto, ejemplares sueltos y formas anómalas poco características (otros 12 ejemplares más, distribuidos en 7 u ocho grupos diferentes).

En la muestra la aparición de ejemplares de pequeño tamaño y posibles formas juveniles

no es muy abundante (no más del 5 o 6%), pero está representada a partir del estado efébico (ver discusiones tanto en *Cania*, como en el resto de grupos).

*2-4-2) Descripción bioestratinómica.-

Los procesos singenéticos, como patologías y xenomorfismos (adaptaciones al sustrato y *embeddings*), son en general escasos, no apareciendo en más de un 7% .

La incidencia de la microperforación en el conjunto de los ejemplares de este afloramiento es baja, en donde no más del 5-7% presentan perforación alta y no más del 20% total presentan alguna evidencia de perforación. La microperforación intracalicular es baja y poco intensa, aunque no siempre coincide con los casos de una perforación externa más intensa. Perforaciones mayores de tipo *Conchotrema* o *Trypanites*, sólo han sido observadas en dos ejemplares y con escaso desarrollo.

En la variabilidad respecto al tipo de relleno encontramos una mayoría (70%) de rellenos finos, bastante arcillosos con bioclastos dispersos (textura principal caliza wackestone) y no más de un 15-20% de fragmentos líticos, corrientemente feldespatos. En un 20% de los casos la matriz es mucho más fina y con un mayor carácter arcilloso (textura mudstone), mientras que en el 10% restante el relleno es caliza packstone, que puede llegar a ser bastante gruesa y/o con más contenido lítico. Esta distribución en tres tipos de rellenos diferentes presenta una variación gradual tanto en el porcentaje y tamaño de los bioclastos como en el porcentaje de los fragmentos de roca incluidos, aunque quizás lo más significativo sea el porcentaje claramente menor de rellenos gruesos.

El porcentaje de ejemplares de los que podamos exponer algún indicio de reelaboración (bajo grado de perforación, ausencia de facetas no actuales) es realmente pequeño y se limita a los pocos casos en los que observamos rellenos sedimentarios incoherentes con la matriz externa (dos casos). Además el porcentaje de formas reelaboradas con disepimientos es también muy bajo (dos ejemplares).

*2-4-3) Interpretación bioestratinómica.-

La variabilidad en los rellenos y la alta diversidad morfológica dentro de cada especie nos parecen indicar que los corales rodados de La Alameda provienen de distintos niveles pero con escasas diferencias en la sedimentación. La mayor parte de estos niveles corresponderían a los intervalos margosos de decantación dentro de la sucesión, en la que los niveles duros corresponden a episodios de mayor energía (sedimentos calcareníticos de grano grueso en bancos granocrecientes).

Como veremos, el nivel de concrección en los rellenos caliculares es algo más alto que en Las Pilitas (hay un número moderadamente grande de ejemplares con cáliz más o menos profundo que no muestran aplastamiento) lo que indicaría ambientes más someros que otros con un índice de concrección menor.

En relación con esta interpretación, destaca el escaso desarrollo de la microperforación, que debería ser más alto en ambientes someros. Este bajo índice de perforación quizás se explica suponiendo que la alteración bioestratinómica fue escasa y el enterramiento rápido. Esta hipótesis concuerda con los escasos índices de reelaboración observados y por otro lado con la presencia de morfotipos de desarrollo amplexoide que indican alta tasa de sedimentación (crecimiento rápido).

Pensamos que estas asociaciones en los niveles margosos corresponderían a ambientes submareales más o menos someros pero muy turbios de una plataforma abierta con alta tasa de sedimentación, en la que no habría suficiente pendiente para que los episodios de mayor energía

(niveles calcareníticos) removilizaran los episodios previos de decantación en donde fueron depositados los corales. Los ambientes citados serían poco propicios para el desarrollo de faunas con cierta diversidad en especies y géneros y sólo proliferarían formas poco diferenciadas (plexo de *Zaphrentites*) y grupos preparados para una mayor velocidad de crecimiento (plexo con tendencias amplexoides de *Cania-Maimonella*).

*2-4-4) Descripción de la diagénesis.-

La compresión calicular (alrededor de un 40% de incidencia) es muy alta en algunos grupos de cáliz profundo y alto porcentaje de rellenos arcillosos, como por ejemplo el plexo de *Sochkineophyllum*?-*Claviphyllum*? que alcanza casi el 80%. Sin embargo en *Zaphrentites* spp., con menor porcentaje de rellenos lutíticos, los cálices profundos están menos aplastados (no se supera el 40%) quizás debido a un mayor desarrollo de la concrección temprana. Por último el plexo de *Cania-Maimonella*, con cálices en general someros, no supera el 15% y los casos de mayor intensidad se concentran en los ejemplares de cáliz más profundo (especialmente *Cania griffithoides*).

Casos de compresión que impliquen cálices parcialmente vacíos son escasos en el conjunto (no más de un 5%). Por otro lado la intensidad es variable para rellenos que texturalmente parecen ser equivalentes. Esto puede interpretarse como diferencias en la cementación más o menos rápida de unos ejemplares respecto a otros. Como se comentó en el apartado general sobre compresión de los rellenos, esta concrección más temprana parece verificarse principalmente en las zonas interseptales.

Al igual que pasaba con la compresión, destaca la incidencia diferencial de las empalizadas calcíticas, con una media del 20-25%, pero que llega a ser alta en el grupo de *Sochk. ?-Claviph. ?* (56%), intermedia en *Zaphrentites* (25%), y muy baja en *Cania-Maimonella* (4%), que además presenta un tipo de microestructura (microcristales oblicuos a los bordes externos) quizás menos proclive al recrecimiento epitaxial de las empalizadas. Como decíamos, estos datos se correlacionan muy bien con los de la compresión, hecho que redunda en la interpretación de las empalizadas como recristalizaciones promovidas por la misma.

Los mosaicos regulares tienen un desarrollo moderado (15-17%). Sin embargo, la sílice reemplazante alcanza mayor importancia, con un 35% de casos en los cementos infracaliculares y un 20% en los rellenos (de este 20%, la mayor parte de los ejemplares llega a desarrollar la fase de megacuadro). Prácticamente no se observa sílice como cemento y sin embargo las silicificaciones en zonas esqueléticas son corrientes (18%) aunque con pocos casos de sílice de borde.

Las acículas síliceas finas han sido observadas en el 10% del material, siendo las acículas sobre zonas esqueléticas aún mucho más escasas y de menor intensidad (sólo en cuatro ejemplares). El zig-zag presión afecta al 12-15% de los ejemplares y en algún caso llega a ser bastante intenso. No se observan recristalizaciones de segunda generación sobre los mosaicos de recristalización primarios, como sí sucedía en Sierra Cabrera.

*2-4-5) Interpretación de la diagénesis.-

Si es cierta nuestra hipótesis sobre el precursor orgánico de la 1ª fase de la sílice reemplazante en los rellenos caliculares (recordemos: la materia orgánica sería original), se podría interpretar que el porcentaje relativamente alto de ejemplares con este proceso en La Alameda corresponde a enterramiento rápido por alta tasa de sedimentación, idea que concuerda con la interpretación bioestratigráfica.

Las alteraciones post-compresión son de una intensidad media, siendo destacable el

índice aún moderado de zig-zag presión (estos afloramientos están también intensamente replegados), junto a un escaso desarrollo de recristalizaciones en el seno de la matriz y silicificaciones escasas en el esqueleto, pero altas en los cementos y fracturas.

***2-4-6) Algunas observaciones sobre la parte alta de la Alameda II.-**

Entre los escasos ejemplares de la parte superior de La Alameda (La Alameda II, parte alta), la única diferencia notable es taxonómica y se refiere a la aparición de tres ejemplares de *Rotiphyllum hudsoni* como los recogidos en Sierra Cabrera y que prácticamente no se observan en ninguna otra parte. Lo que llama la atención, es que una especie morfológicamente diferenciada como ésta no se desarrolle en localidades cercanas con gran abundancia y variabilidad como La Alameda y Las Pilitas.

La causa de esta ausencia en Las Pilitas podría ser de índole paleoecológica (este último afloramiento se interpreta como de ambiente más distal y profundo), sin embargo en el caso de La Alameda I y II parte baja, esta interpretación es más dudosa ya que estos ejemplares provienen de la parte más alta de la sección, en principio de facies algo más distal. En este caso la ausencia puede ser debida a una cuestión de azar (la especie es en sí misma escasa) mezclada con las propias características tafonómicas de La Alameda, como son menor variabilidad y un escaso grado de remoción.

***D-2-5) Cerro Armeña y otros afloramientos asociados con la unidad 3-4 .**

***2-5-1) Descripción taxonómica (ver tabla de datos y diagrama de frecuencias).-**

Cerro Armeña constituye la continuación hacia el sureste de la misma banda carbonatada de las unidades 3-4 en la que se encuentran los afloramientos de La Alameda. Este cerro es importante porque junto con Portezuelo, Rivera de Robledillo, Las Pilitas y el cerro de Los Santos, conforman los afloramientos básicos sobre los que se ha definido la estratigrafía de la cuenca.

Los corales solitarios aparecen en dos niveles principales: 8 en el nivel 24 (parte alta de la unidad 3) y 4 en el nivel 53 (parte alta de la unidad 4).

Entre los 8 ejemplares rodados del nivel 24, situados en una posición similar a la de los ejemplares encontrados en Sierra Cabrera, aparecen como en ésta, formas del plexo de *Rylstonia*, sin embargo también encontramos dos ejemplares algo atípicos de *Convexiphyllum pilicense*, casi exclusivo de la unidad 6, así como ejemplares de *Sochkineophyllum? rodriguezi* y *Ufimia bradbournensis* (esta última también de la unidad 6). Junto a estos ejemplares, encontramos 4 fragmentos de solitarios con disepimentos.

Respecto a los escasos ejemplares de la unidad 4 (calcarenitas margosas de los niveles 50-53), todos ellos obtenidos *in situ*, encontramos formas típicas de la Alameda, pertenecientes a *Cania griffithoides* y *Maimonella variabilis* y un ejemplar aplastado y algo peculiar de *Pentaphyllum*.

***2-5-2) Descripción tafonómica.-**

Los ejemplares del nivel 24 son rodados y presentan una alteración actual bastante acusada, entre la que destaca el aspecto rubefactado y la pérdida por disolución de la muralla externa (lám. X-8). Esta conservación de ejemplares sobre la superficie del afloramiento puede ser debida al gran desarrollo de sílice de borde en la mayoría de los ejemplares, que los protege con mayor eficacia de la meteorización (ver apartado VIII-B-5). Otros fenómenos de alteración diagenética como la estilolitización intensa y el zig-zag presión están también bien desarrollados,

de modo que el estatus alterativo observado en los ejemplares de este nivel es similar al de la asociación de Sierra Cabrera.

Los pocos ejemplares obtenidos en los niveles 43 de la sección, son más cercanos en conservación y en tipología a los encontrados en la Alameda. Ya no se observa una silicificación tan intensa y el desarrollo de zig-zag presión es menor, aunque el número de ejemplares es muy bajo y la caracterización no puede ser completa.

**2-5-3) Interpretación.-*

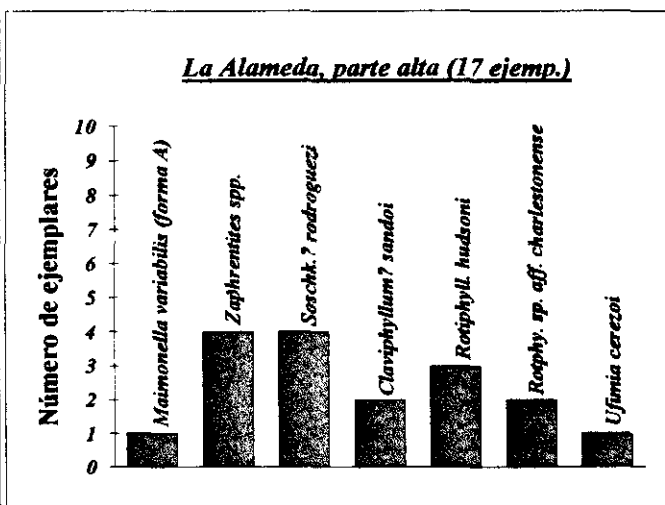
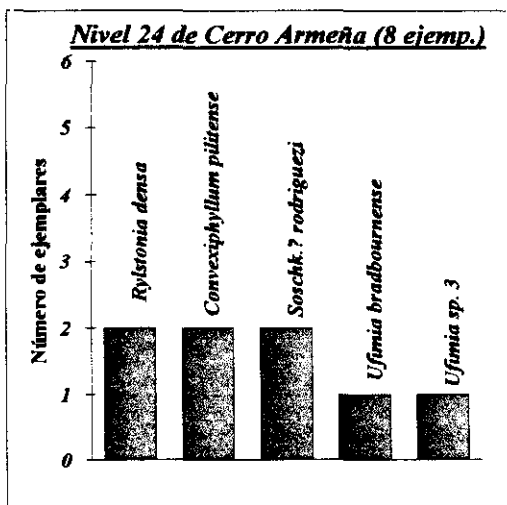
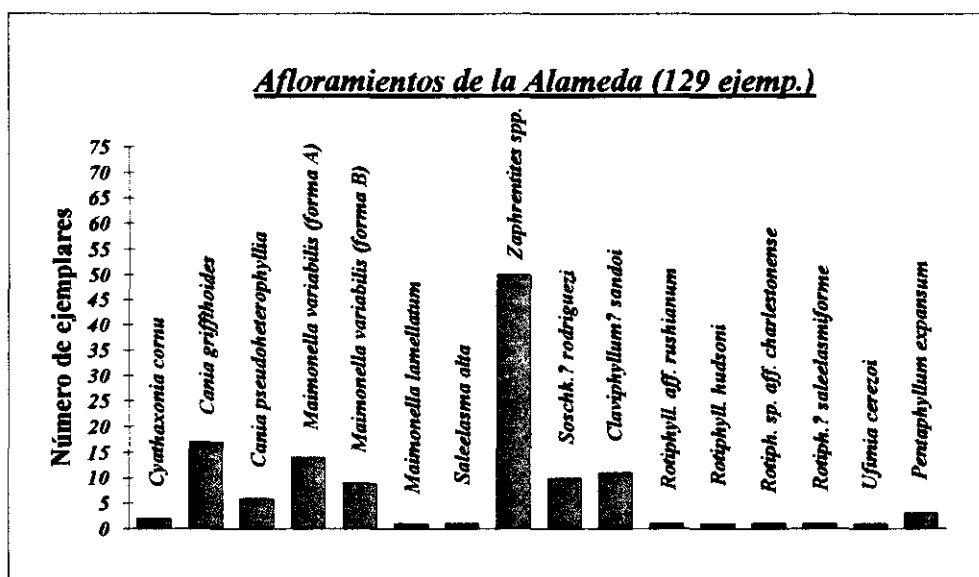
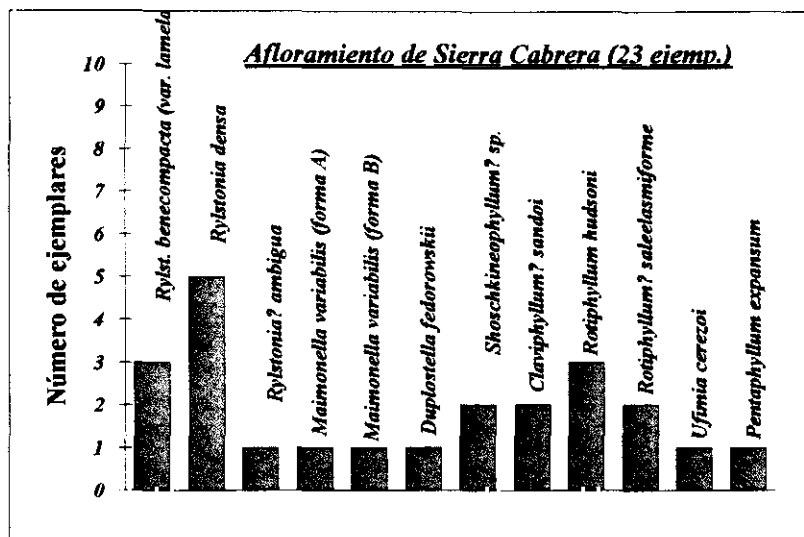
La interpretación es sencilla, en cuanto que ambos conjuntos parecen correlacionarse bien, en todos los sentidos con asociaciones equivalentes de mayor envergadura como son la de Sierra Cabrera y La Alameda.

**2-5-4) Observaciones sobre casos dispersos en otros afloramientos de las mismas unidades 3-4.-*

Un ejemplar encontrado cerca de Cerro Armeña, en la colina cercana de Ribera de Robledillo, pertenece a *Amplexizaphrentis? hispánica* y muestra fuerte silicificación de borde. Apareció en una zona que debe ser considerada intermedia entre los dos niveles considerados.

También en relación con materiales de la unidad 4, tenemos un ejemplar siglado como SAL/4-1 (de Salamanca, finca cercana al lugar), perteneciente al plexo de *Pentaphyllum* y hallado en las cercanías del afloramiento de Los Linares, en la zona noroeste de la cuenca, a la altura del pueblo de Feria y también cerca de Mogotes 4. Este afloramiento es especialmente rico en braquiópodos (ver MARTÍNEZ CHACÓN & LEGRAND-BLAIN, en RODRÍGUEZ, *et al.*, 1992) y muestra claramente la variación en la facies de la unidad 4 hacia el norte con la pérdida casi total de su carácter carbonatado (los braquiópodos aparecen decalcificados como moldes internos y externos en el seno de pizarras más o menos arenosas de color verde).

El ejemplar es una forma cilíndrica que apareció rodada un poco más arriba estratigráficamente que la asociación de braquiópodos y muestra una intensa microperforación de la muralla externa que parece encostrada y que está mineralizada por el efecto de la recristalización silícea del relleno de las microperforaciones. Además se observa compresión calicular y algo de zig-zag presión en la región apical.



***D-2-6) Afloramientos de las Pilitas (unidad 6).-**

***2-6-1) Descripción taxonómica (ver tabla de datos y diagrama de frecuencias).-**

La localización de este conjunto de afloramientos lo sitúa en la zona más abierta de un eje sinclinal que se pierde hacia el oeste dentro de la unidad detrítica superior (unidad 7) y que se convierte en pliegue falla hacia el este, a la altura de Cerro Armeña-Rivera de Robledillo. Esta zona de sinclinal es más central dentro de la cuenca, que la cercana banda en donde se hallan los principales afloramientos de las unidades 3-4 (Sierra Cabrera, Cerro Armeña niveles 24 y 53, La Alameda I y La Alameda II), mostrando menos disarmonías debidas al plegamiento, de modo que las que se observan, corresponden a deslizamientos sedimentarios (niveles con *slumps*). Estratigráficamente corresponde al último episodio carbonatado dentro de la cuenca, por encima evidentemente de las asociaciones de los afloramientos anteriores y quizás únicamente contemporánea de las de los Mogotes.

El conjunto está dividido en dos partes separadas por falla, Las Pilitas 1 y Las Pilitas 2, pero sus niveles fosilíferos parecen estar bien correlacionados, pudiéndose distinguir tres conjuntos principales, LP/7-8, LP/8-9 y LP/10.

Además de estos tres principales conjuntos, que abarcan una potencia de sedimentos de alrededor de 10-15 metros, hemos encontrado algún ejemplar disperso en los niveles basales de ambas columnas así como en la parte más alta de Las Pilitas 2. Las características de los rellenos sedimentarios, principalmente en el segundo caso, son diferentes de las observadas en el conjunto principal.

Los 3 ejemplares de los niveles basales son formas alargadas con el cáliz bastante profundo y pertenecen al plexo de *Sochkineophyllum*?-*Claviphyllum*?, poseyendo un relleno sedimentario de grano muy fino y alto contenido arcilloso, similar a los términos más arcillosos del conjunto principal.

Los dos ejemplares de la parte alta de Las Pilitas 2, perfectamente conservados y sin señales de perforación o erosión, son también de cáliz muy profundo y con un relleno de grano muy fino, aunque con compresión calicular muy baja. Ambos ejemplares pertenecen a *Amplexizaphrentis* aff. *zaphrentiformis* (son los dos únicos representantes de esta especie), y tienen un relleno menos arcilloso, recristalizado a pequeños rombos dolomíticos, facies peculiar que no se observa en ningún otro relleno de los ejemplares de Los Santos. Este relleno es también muy rico en materia orgánica que tiñe todas las pequeñas fracturas que cruzan la parte más densa de los ejemplares. En las partes esqueléticas se observan manchas irregulares de silicificación.

Los aproximadamente 245 ejemplares restantes corresponden a los tres principales conjuntos. Aparte de estos, se recogieron 13 ejemplares más (4,5%), correspondientes a fragmentos reelaborados de solitarios y coloniales con disepimentos, de los que 8 pertenecen a Las Pilitas/10. La macrofauna acompañante es rica en pequeños braquiópodos que alcanzan una gran diversidad (ver MARTÍNEZ CHACÓN & LEGRAND-BLAIN, en RODRÍGUEZ, *et al.*, 1992); además son corrientes michelinomorfos y restos de crinoideos, entre los que destacan varios cálices más o menos completos. Otros componentes corresponden a macrofauna reelaborada correspondiente a los ya citados corales con disepimentos, así como tabulados de facies someras (siringopóridos) y gigantoprodúctidos fragmentarios.

De los 245 ejemplares de corales solitarios, 15 (6,1%) son fragmentos inclasificables (la mayoría provienen de los niveles 7-8, que es donde se observa una mayor abundancia), y los 230 restantes, pertenecen a 19 especies diferentes, distribuidas según los datos de la tabla y el histograma adjuntos. En dichos gráficos podemos destacar:

-En la sección de Las Pilitas 2 hay mayor abundancia que en Las Pilitas 1. Dentro de esta

división general, los niveles, ya correlacionados, con mayor cantidad de ejemplares son LP/7-8, después LP/8-9 y en último lugar, LP/10.

-En la distribución de la abundancia por especies, sólo cabe destacar un mayor porcentaje para *Ufimia cerezoi* (28% en LP/7-8; 31% en LP/8-9; 51% en LP/10). El resto de los taxones no superan el 15% (plexo de *Sochkineophyllum?*-*Claviphyllum?*), siendo lo más normal que cada grupo específico no supere el 4-10%.

-La morfología interna de la mayoría de los taxones está marcada por el desarrollo de un aparato septal de tendencias plerofiloides, es decir, de marcadas desigualdades septales (desde *Ufimia*, hasta *Amplexizaphrentis? hispanica*, pasando por *Pentaphyllum expansum* o *Sochk.?-Clav.?*).

-Algunos de los taxones descritos son exclusivos (*Saleeslasma alta*, *Cyathaxonia rushiana*, *Amplexizaphrentis? hispanica*) o casi exclusivos (*Ufimia cerezoi*, *Convexiphyllum pilitense*, *Rotiphyllum rushianum*, *Pentaphyllum expansum*) de la unidad 6.

*2-6-2) Descripción bioestratinómica.-

Dentro de un amplio conjunto como es el de estos niveles, aparece un mayor número (aunque más o menos equivalente en términos porcentuales al observado en La Alameda) de fenómenos singenéticos tales como necrosis y diversas patologías. A pesar de ello, como fenómeno porcentualmente importante, cabe destacar las anomalías apicales asociadas a *Saleeslasma alta* (prácticamente todos los ejemplares están afectados).

La microperforación tiene una abundancia medio-alta dependiendo de los niveles. El porcentaje de ejemplares perforados aumenta desde Las Pilitas/7-8 (17-25%, según taxones) hasta Las Pilitas/10 (alrededor del 45-50%, entre los que se observan casos de una gran intensidad). Las mesoperforaciones son escasas, con sólo cuatro casos observados.

La variabilidad de los rellenos sedimentarios y su composición es similar a la observada en La Alameda, con una mayoría de casos constituidos por margocaliza wackestone con clastos feldespáticos y bioclastos dispersos (entre el 65 y el 75% de los casos). Los términos de margocaliza packstone con componentes bioclásticos más gruesos varían entre un 10 y un 20% según los niveles (10% en Las Pilitas/7-8, 20% en Las Pilitas/8-9 y 15% en Las Pilitas/10). La aparición de margocaliza mudstone con gran contenido en arcilla fluctúa a su vez, entre un 5% (Las Pilitas/7-8) y un 15% (Las Pilitas/10). Estos porcentajes no varían en exceso según los taxones, aunque dada la gran riqueza de formas y el relativo bajo número de ejemplares en muchas de ellas, dichos porcentajes pueden no corresponderse.

De entre los ejemplares recogidos *in situ* o con matriz sedimentaria adosada (solamente 13) existen 9 casos de no coincidencia entre matriz y relleno, 5 de ellos pertenecientes a Las Pilitas/10. En todos los casos de no coincidencia, los ejemplares muestran microperforación muy intensa tanto interna como externamente. Otros síntomas de reelaboración más o menos evidentes o aislados aparecen en un 10% de los ejemplares y el mayor porcentaje se observa en Las Pilitas/10. Esto concuerda también con una mayor cantidad de restos reelaborados de corales con disepimentos.

*2-6-3) Interpretación bioestratinómica.-

La mayor diversidad específica y genérica observada, es interpretada como indicadora de un ambiente más favorable para el desarrollo de faunas sin disepimentos. Así abundan formas de gran tamaño y aparato septal de desarrollo asimétrico (tendencia plerofiloides), siendo muy escasas aquellas otras de desarrollo amplexoide. Estas condiciones pueden significar que la tasa de sedimentación fue menor a la supuesta para la Alameda.

El mayor porcentaje de individuos intensamente perforados y con indicios de reelaboración, así como una mayor cantidad de corales reelaborados con disepimentos se complementa con las características sedimentológicas observadas en los diferentes niveles, en los que son notables los deslizamientos. Todo ello indica que la zona de sedimentación ocupaba una parte más inestable de la plataforma, que quizás podría coincidir con una segunda rotura de pendiente, esta vez en una zona más distal y quizás algo más profunda (no mucho más ya que el desarrollo de microperforación es bastante notable).

Esta mayor distalidad y profundidad restringirían el desarrollo de corales con disepimentos, pero la menor tasa de sedimentación inferida favorecería una fauna más variada y rica en corales sin disepimentos.

**2-6-4) Descripción de la diagénesis.-*

La compresión calicular es abundante, aunque también muestra variabilidad según el tipo de cáliz. Formas de cáliz profundo como *Sochk. ?-Claviphy. ?* llega hasta el 75%, *Ufimia cerezoi* presenta aproximadamente un 60% de incidencia, mientras que el plexo de *Cania* alcanza el 35%, siendo el valor medio cercano a un 55%. Al respecto, es notable el hecho de que en Las Pilitas, el porcentaje de formas con el cáliz somero es bajo.

Este valor alto de la compresión calicular coincide con un porcentaje relativamente alto de casos en los que la compresión pudo ser debida parcialmente a cálices semivacíos. Estos valores corresponden a las especies *Ufimia cerezoi* (18%) y *Pentaphyllum expansum* (40%), dándose en ambos casos zonas infracaliculares afectadas también por la citada compresión. Por el momento no tenemos explicaciones satisfactorias para esta observación y la relación que pueda tener respecto a los taxones implicados.

El desarrollo de los empalizadas calcíticas caliculares es también alta, entre un 30 y un 50 % según taxones, valores que incluso en su límite inferior resultan superiores a los observados en La Alameda, para los mismos taxones. Las recrystalizaciones generalizadas de la matriz, con formación de distintos tipos de mosaicos pseudoesparíticos, son escasas y poco intensas, no superándose más del 7% de ejemplares con zonas de pseudoesparita evidente (ya sea en forma de recrystalizaciones heterogéneas o como mosaicos más regulares).

La sílice reemplazante en los cementos intraesqueléticos, es un fenómeno corriente, aunque los porcentajes son más bajos que en La Alameda: alrededor de un 25%, entre los que destacan la gran mayoría de los componentes de *Ufimia cerezoi* que muestran la compresión típica de cáliz semivacío. En muchos de los ejemplares de Las Pilitas se observa bien el precursor calcítico que da lugar a la morfología de los monocristales de sílice posteriores, quizás debido a que el porcentaje de sílice reemplazante es menor. Los casos de sílice reemplazante en el relleno son igualmente más escasos (entre el 5 y el 10%, y no más de 10 casos con megacuarzo desarrollado).

La sílice de otros tipos (cuarzo criptocristalino en bordes esqueléticos, manchas de sílice incipiente en el esqueleto u otros), es también poco abundante, con indicios en no más del 10% y siempre sin demasiada intensidad. Las acículas finas se presentan en un 8% de los rellenos (casi siempre en margocalizas wackestone). Otros procesos como el zig-zag presión en zonas esqueléticas, son aún más escasos y de poca intensidad (no más del 3%).

**2-6-5) Interpretación de la diagénesis.-*

Un porcentaje relativamente alto de la compresión calicular e infracalicular indican características típicas de cálices que fueron enterrados semivacíos. Este dato puede interpretarse como indicativo de un enterramiento brusco, fácil de concebir en un ambiente inestable

(deslizamientos, etc..) como el propuesto en la interpretación bioestratigráfica. El porqué de que estas compresiones se concentren en los grupos de *Ufimia* y *Pentaphyllum* es algo a lo que todavía no sabemos responder y que necesitaría de un estudio de correlación aún más detallado del que aquí estamos realizando.

Todos los datos de alteración diagenética indican un grado de intensidad de los procesos menor que el descrito para los corales de La Alameda. Si nuestras interpretaciones son ciertas, resulta llamativa la disminución en el porcentaje de sílice reemplazante en las zonas infracaliculares y el mayor número de ejemplares con el precursor calcítico presente, síntomas ambos de que la intensidad de alteración es más baja en este afloramiento.

A este respecto es interesante un dato que puede resultar incoherente, como es el alto porcentaje de desarrollo de empalizadas calcíticas, más alto que en el caso de todos los demás afloramientos. Este dato puede explicarse si tenemos en cuenta otro dato, a saber, el escaso desarrollo de recristalizaciones en la matriz. Pensamos que ambos datos están relacionados: el escaso desarrollo de recristalizaciones en el seno de la matriz indican un grado bajo de concreción temprana y se correlacionan por otro lado con un elevado porcentaje de compresión calicular y el correlativo porcentaje de empalizadas epitaxiales.

Los dos ejemplares encontrados inmediatamente por encima de Las Pilitas 10, presentan una conservación diferente porque suponen un episodio diferente. Ambos corales que desarrollan unos cálices realmente muy profundos, sin embargo no muestran prácticamente compresión. Esto se explica por que el relleno sufre una recristalización de apariencia dolomítica muy temprana. El hallazgo de nuevo material similar, sería realmente útil para concretar cuál es el significado de este cambio facial por encima de Las Pilitas 10, sin embargo hasta el momento no hemos logrado encontrar ni tan siquiera el nivel o niveles del que procederían dichos corales.

***D-2-7) *Mogotes 4* (niveles olistolíticos de la unidad 6 en la zona noroeste).-**

***2-7-1) Descripción taxonómica y tafonómica (ver tabla de datos y diagrama de frecuencias).-**

Ocupando el eje de un sinclinal cercano al borde Sur de la cuenca, a la altura del pueblo de Feria aparece una alineación de afloramientos carbonatados discontinuos y heterogéneos, con cuerpos masivos asociados a otros tableados que en conjunto han sido interpretados como olistolíticos (ver RODRÍGUEZ *et al.*, 1992 pag. 87).

Localmente, la roca olistolítica presenta una gran abundancia en corales solitarios. En esta Tesis hemos estudiado dos asociaciones obtenidas de sendas muestras de roca recogidas *in situ*. Ambas asociaciones proceden del afloramiento siglado como Mogotes-4, aunque corales solitarios han sido observados también en Mogotes-1 y 3.

La primera asociación, con 14 ejemplares, corresponde a una brecha intraclástica recogida en los niveles tabulares asociados al olistolito principal y corresponde a caliza packstone de clastos grandes (bioclastos e intraclastos principalmente), con un contenido localmente alto de feldespatos en la matriz. Esta muestra siglada como Mogotes-4', fue recogida por contener un ejemplar de *Ufimia bradbournensis*, pero al cortarla observamos numerosos ejemplares de *Cyathaxonia rushiana* (11 ejemplares) y dos de *Rotiphyllum* aff. *rushianum*, sin una orientación preferente dentro de la roca. Muchos de los ejemplares estudiados (al menos 8) pertenecientes a *Cyathaxonia*, presentan intensa microperforación y aparentes facetas y roturas retocadas por fenómenos de disolución bajo presión. Como se puede consultar en la descripción taxonómica, las *C. rushiana* tienen un carácter menos lamelar que las de Las Pilitas y mayor diversidad de tamaños, que incluso pueden ser interpretadas como transicionales hacia *C. cornu*.

La segunda asociación corresponde a una litología similar, aunque la laja de roca esta vez

no estaba *in situ*. La sigla es Mogotes-4, y de ella fueron obtenidos 21 ejemplares. Seis de ellos pertenecen a *Ufimia cerezoi*, cuatro a *Saleelasma alta*, cuatro a *Pentaphyllum expansum*, un ejemplar a *Amplex. ? hispanica*, otro a *Sochk. ? rodriguezi*, otro a *Rotip. hudsoni* y otro a *Ufim. bradbournense* (tres ejemplares más pertenecientes a formas atípicas o inclasificables), con la notable ausencia de ejemplares de *Cyathaxonia*.

El estado de conservación indica, como en Mogotes-4', cierto grado de reelaboración en algunos ejemplares, con incoherencia de rellenos y localmente, un elevado grado de perforación. Los ejemplares de *Pentaphyllum* muestran síntomas de cáliz semivacío. Los ejemplares de *Saleelasma alta* poseen ápices abiertos, típicamente patológicos y perforados como los de Las Pilitas, aunque las formas de Mogotes-4 son de estructuras más finas y con un desarrollo de elementos carenales más evidente.

Por lo demás, tanto en Mogotes-4' como en Mogotes-4, no se observan empalizadas calcíticas y las recristalizaciones de sílice reemplazante son escasas. Las compresiones son poco intensas excepto en los casos de *Pentaphyllum* interpretados como de cálices semivacios. Los rellenos caliculares son en general más finos que la matriz sedimentaria. No se observa ningún caso de recristalización acicular, así como tampoco se observan fenómenos de zig-zag presión reseñables, aunque sí intensa micro-fracturación.

***2-7-2) Interpretación.-**

La composición taxonómica es similar a la observada en Las Pilitas, lo cual corrobora la correlación sedimentológica y cartográfica realizada entre estos niveles discontinuos de la zona noroeste y los de allí. La distribución de ejemplares es claramente heterogénea:

Los ejemplares de Mogotes-4' pertenecen casi por completo a *Cyathaxonia rushiana* aunque la distribución de tamaños parece indicar que hay formas juveniles (ver discusión en la descripción del taxón). A ello le añadimos el hecho de que varios de los ejemplares muestran síntomas de reelaboración. Este conjunto podría representar la removilización de una población original de este taxón por un proceso turbidítico brusco que implicaría escasa o nula separación de los componentes.

La asociación de Mogotes-4, presenta una mayor variedad taxonómica para un grado de remoción similar, quizás indicando un mayor grado de mezcla y un proceso sedimentario más gradual.

Las alteraciones diagenéticas presentan un grado similar e incluso más bajo que el observado en Las Pilitas, excepto en el desarrollo de superficies estilolíticas, que siempre es más notable en los niveles duros.

***D-2-8) Afloramiento de Rivera de Guadajira (pizarras con goniatites de la unidad 7).-**

***2-8-1) Descripción taxonómica.-**

En la cuneta de la carretera nacional Badajoz-Córdoba, más allá del antiguo puente sobre la Rivera de Guadajira, aparece un afloramiento fosilífero, rico en goniatites, correspondiente a la unidad detrítica superior. La banda cortada longitudinalmente por la carretera, corresponde a una de las múltiples bandas detríticas de naturaleza arcósica (los detríticos de las unidades anteriores son sin embargo de naturaleza grauwáquica) que se observan discontinuamente por toda una amplia zona preferentemente plana y que en conjunto se corresponde con la unidad 7. Esta unidad está intensamente replegada y además su afloramiento es muy discontinuo; así resulta complicado o casi imposible saber a qué altura de la columna estamos o cuál es exactamente la polaridad en el afloramiento.

La fauna de goniátites, trilobites, fragmentos de equinodermos, briozoos, y algún coral solitario, aparece asociada a abundantes restos vegetales de pequeño tamaño y poco representativos taxonómicamente.

Los 5 restos de corales solitarios conseguidos en este afloramiento indican una baja abundancia en comparación con un elevado número de goniátites o de otros fósiles. Además, su estado de conservación impide su clasificación certera (quizás tengamos 2 ejemplares de *Rotiphyllum aff. rushianum*, un ejemplar pequeño de *Amplex. ? hispánica* y otros dos posiblemente pertenecientes al plexo de *Zaphrentites*), aunque en general estos corales parecen afines a los de la unidad 6.

*2-8-2) Descripción tafonómica.-

Sin embargo tafonómicamente, nos parece que estos ejemplares son bastante importantes, ya que responden a un tipo de conservación marcadamente distinto del resto de asociaciones. Como decíamos en la sección descriptiva general de los procesos tafonómicos, los restos de corales solitarios de este nivel aparecen decalcificados casi por completo, correspondiendo a moldes internos del cáliz y externos de toda la teca.

La conservación parece indicar que los ejemplares sufrieron escasa elaboración bioestratigráfica ya que no se observan trazas de rotura, perforación u otros. La compresión del cáliz se observa en dos de los ejemplares, mientras que el resto muestran deformación muy escasa y siempre coherente con la esquistosidad sufrida por la misma matriz lutítica.

La disolución es casi completa en las zonas infracaliculares, mientras que aún restan algunas zonas sin disolver en la parte calicular. El hueco provocado por la disolución no ha colapsado, por lo que dicha disolución debió verificarse tardíamente, una vez el sedimento ya estaba estabilizado y compactado. Tanto el molde interno como el externo están impregnados de limonita, que hace resaltar con su color anaranjado las paredes de los moldes respecto a la matriz oscura.

Además de los ejemplares decalcificados que acabamos de describir, encontramos en este afloramiento un ejemplar más, dentro de un lentejón carbonático incluido en la secuencia detrítica. El ejemplar pertenece al plexo de *Zaphrentites* y está perfectamente conservado, como cabría esperar al estar dentro de una roca carbonática. La facies es una brecha con gran abundancia en clastos carbonáticos (seguramente de origen olistolítico), ausencia de feldespatos y presencia importante de pirita diseminada en pequeños cristales por toda la muestra.

* 2-8-3) Interpretación.-

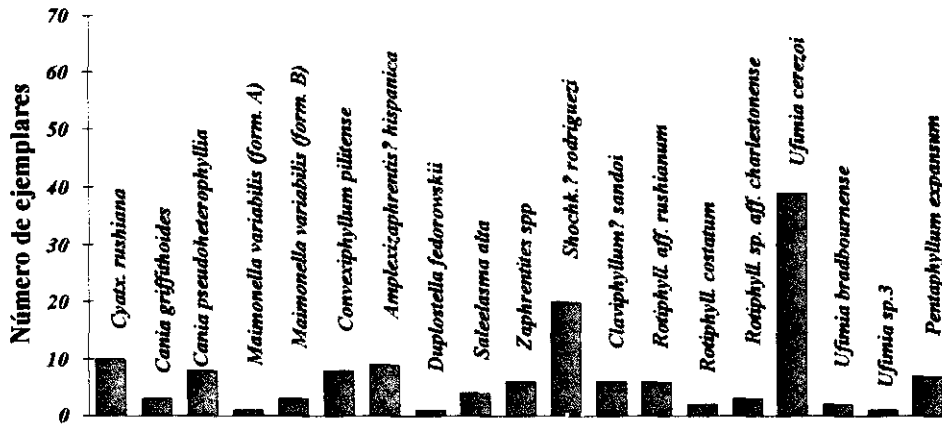
Los fenómenos que provocan la conservación que observamos actualmente de moldes externos e internos ferruginosos, han actuado en las últimas fases del enterramiento, cuando los niveles fosilíferos alcanzaron en su desmantelamiento y erosión el nivel freático, seguramente responsable de las disoluciones y cementos ferruginosos observados. Las características litológicas de los niveles de la unidad 7 son las que condicionan que estos fenómenos de conservación estén generalizados en este tipo de niveles y sin embargo no se observen en el resto de las asociaciones, en realidad expuestas a una misma situación respecto al nivel freático reciente. Dichas características pueden ser las que siguen:

- La composición totalmente siliciclástica de los niveles fosilíferos de la unidad 7 hace que la disolución se concentre especialmente en los restos carbonáticos.

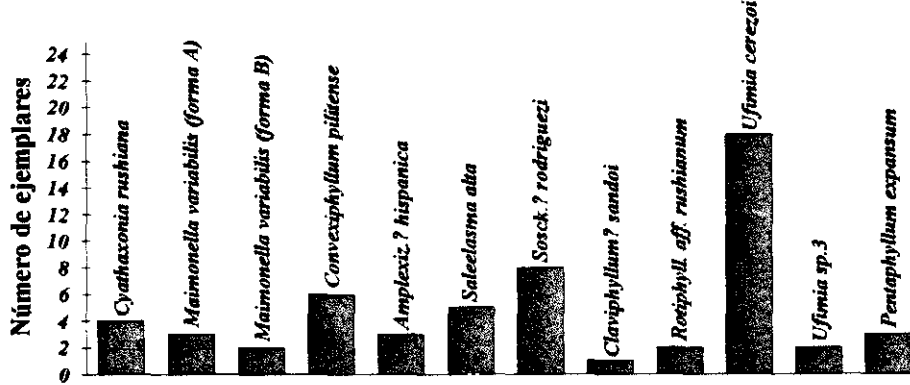
- Dicha disolución se ve favorecida por un mayor desarrollo de la esquistosidad (los fluidos circulan con mayor facilidad) en este tipo de materiales que el observado en litologías más carbonáticas (margas y calizas) típicas del resto de las asociaciones.

-También dicha disolución se ve favorecida por el hecho de que la zona en donde aflora la unidad 7 coincide con la llanura de inundación de las tres corrientes más importantes de la cuenca, las riberas de Guadajira, Zafra y del Playón.

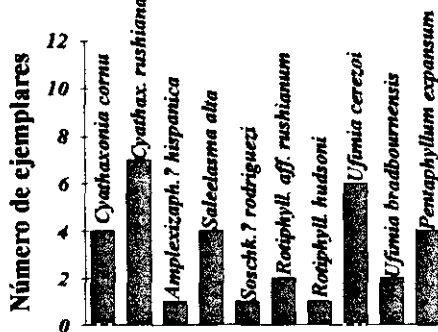
Afloramientos LP1/7 y LP2/8 (139 ejemp.)



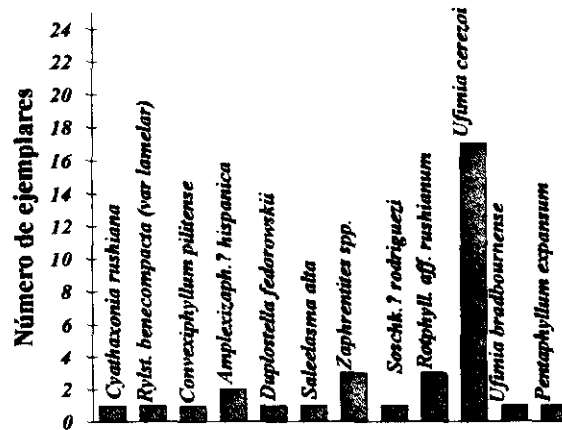
Afloramientos de LP1/8 y LP2/9 (57 ejemp.)



Afloramiento de Mogotes 4 (32 ejemp.)



Las Pilas nivel 10 (33 ejemp.)



***D-2-9) Conclusiones tafonómicas respecto a las asociaciones de Los Santos.-**

En general podemos proponer tres tipos básicos de asociaciones respecto al contenido taxonómico (ver fig. 111):

-Por orden estratigráfico, tendríamos una primera asociación, representada principalmente en Sierra Cabrera, aunque también presente en Cerro Armeña, ambas correspondientes a la parte alta del tramo 3, caracterizada por formas de crecimiento abierto gran porcentaje de integrantes del plexo de *Rylstonia* además de una mayor presencia de solitarios con disepimientos. Esta asociación corresponde ambientalmente a una sedimentación submareal quizás próxima a la rotura de pendiente propuesta para la facies de la caliza masiva que caracteriza a las barras someras de la base de la unidad.

-Una segunda asociación correspondería a la observada en La Alameda y en la parte alta de la unidad cuatro de Cerro Armeña, en zonas quizás no mucho más profundas pero sí más abiertas y alejadas de la zona de ruptura de pendiente. La sedimentación sería de tipo turbidítico pero sin la formación de deslizamientos, y en los niveles margosos existiría una alta tasa de sedimentación y un ambiente muy turbio. Esta asociación está caracterizada por el dominio de formas poco diferenciadas morfológicamente (plexo de *Zaphrentites*) así como por un mayor desarrollo de morfologías caninoides y de tendencia amplexoide (plexo de *Cania-Maimonella*).

-La tercera y última asociación caracteriza tanto a los conjuntos de los diferentes niveles de Las Pilitas, como los corales encontrados en Los Mogotes y seguramente también a las formas decalcificadas de la unidad 7 en Rivera de Guadajira (en este caso es difícil asegurarlo ya que la determinación es poco fiable). Esta asociación es mucho más rica y variada morfológicamente, con un gran desarrollo de planes basados en longitudes septales desiguales (plerofiloides y fasciculares). Esta asociación correspondería a un ambiente similar al de la Alameda pero más favorable para el desarrollo de corales sin disepimientos, quizás por tener una tasa de sedimentación menor. El mayor índice de reelaboración concuerda con una mayor inestabilidad quizás asociada a un segundo cambio de pendiente, esta vez situado en una zona más distal y profunda de la cuenca.

Estas tres asociaciones taxonómicas resultan correlacionarse bien con otras tres asociaciones de características bioestratinómicas diferentes, e incluso con otras tres asociaciones de características fósil-diagenéticas peculiares.

Esta correlación se debe a la conformación de esta cuenca. Así las asociaciones de la parte alta del tramo tres, que son las más someras, aparecen en una zona de umbral, probablemente coincidente con una zona de falla distensiva durante la formación de la cubeta sedimentaria, que posteriormente se convirtió en la zona de compresión y desgarre más importante. Estas asociaciones precisamente por su cercanía a esta zona tectónicamente más activa, han sufrido un más alto grado de alteración diagenética que las demás.

A medida que nos alejamos del borde tectónico también encontramos sedimentos cada vez más distales. Las asociaciones de estos sedimentos muestran en su composición taxonómica y bioestratinómica los efectos de este aumento de distalidad. Estos cambios también se plasman en la disminución correlativa de las alteraciones diagenéticas, cada vez más alejadas de la zona tectónicamente activa.

Estas correlaciones denotan un tipo de cuenca formada en muy corto espacio de tiempo y con una evolución facial muy simple, principalmente a partir de la compartimentación verificada a partir de la unidad 2. Desde entonces, las facies someras se encuentran en los bordes de la cuenca y las más distales se desarrollan hacia el eje de la misma.

Las variaciones sin embargo son sólo detectables estadísticamente, indicándonos que no hay estados de conservación estrictamente peculiares de una asociación o de otra y que estas

variaciones son meramente graduales. Esto impide la posible definición de tafones claramente diferenciados, aunque parece indicar la existencia de tendencias o gradientes tafonómicos, tanto a nivel bioestratigráfico como a nivel fosildiagenético.

***D-3) Asociaciones de la zona del Guadiato.-**

***D-3-1) Introducción.-**

La gran mayoría de los corales solitarios estudiados en Guadiato (unos 358 ejemplares), provienen de unos pocos niveles hallados en la Sierra de la Estrella, en concreto, alrededor de 305 ejemplares, diferenciados en 6 asociaciones principales.

Además de este cuerpo central de asociaciones, han aparecido corales solitarios dispersos por todas las zonas estudiadas, aunque sólo en el caso del conjunto hallado en el Couce (alrededor de 30), el número de ejemplares puede considerarse importante. Se han hallado especímenes en Peñarroya (4 ejemplares), en San Antonio (5 ejemplares, 3 de ellos en un olistolito), en La Caridad (2), en Vía Crucis (1), en El Collado (2), en la sección de la Sierra del Castillo (3), en las Adelfillas (2) y en Villafranca (4).

El estudio comparativo con las asociaciones de los Santos sólo implicará las asociaciones de Sierra de la Estrella más la del Couce, ya que las demás son numéricamente insuficientes.

***D-3-2) Asociaciones de la Sierra de la Estrella. Comentario general.-**

El conjunto de la Sierra de la Estrella, cuya cartografía geológica ha sido realizada por CÓZAR (1996) y actualmente está siendo objeto de un detallado estudio sedimentológico, principalmente centrado en montículos de lodo o *mud-mounds* y sus facies asociadas (principalmente el estudio se centra en el *mud-mound* que constituye el nivel Sierra de la Estrella/17 de nuestra columna).

La Sierra de la Estrella es un fragmento aislado de plataforma, emplazado tectónicamente en su situación actual. Su estructura conforma un suave sinclinal doble con dirección hacia el NE y cortado bruscamente por fallas N-S en esa misma zona. Este alóctono, igual que los bloques tectónicos adyacentes de la Sierra del Castillo, complica la trayectoria normal de los cabalgamientos que separan las tres bandas carboníferas principales. Sin embargo su relación con los bloques de la Sierra del Castillo es de momento confusa, ya que aunque el rango de edades es el mismo (zona 15 de foraminíferos), no hemos encontrado buenos niveles guía que sirvan para correlacionar las diferentes facies de ambos bloques tectónicos.

Litoestratigráficamente las características básicas observadas en la Sierra de la Estrella se refieren principalmente a la existencia de 3 potentes tramos de caliza masiva de carácter biohermal (Sierra de la Estrella 1, niveles 7-8, Sierra de la Estrella 1, niveles 16-17 y Sierra de la Estrella 2, nivel 6), alternados con sucesiones margocalcáreas formadas por cantidad de niveles duros de poca potencia y escasa continuidad lateral, y tramos margosos casi siempre cubiertos (ver fig. 8).

El aporte de detríticos es notable y en algunos casos implica cuerpos canalizados con grandes cantos, ya sean brechas calcáreas, conglomerados cuarcíticos o también conglomerados mixtos (polimícticos). En todas las facies, incluso en aquellas más carbonatadas, los granos de cuarzo son abundantes (no así los fragmentos de roca de origen volcanoclástico). Sin embargo, como veremos a lo largo de esta discusión, el contenido en arcilla de los rellenos de los cálices de los corales solitarios, es en general más bajo que el observado en los rellenos de los cálices de Los Santos.

Los niveles ricos en corales solitarios corresponden a varias situaciones diferentes:

-Los corales solitarios rodados encontrados entre los niveles 9 y 18 del corte Sierra de la Estrella-1, han sido siglados según la altura del nivel duro in situ correspondiente, siendo los citados niveles duros, discontinuos en todo el afloramiento. Dado que las diferencias existentes entre las asociaciones de los niveles margosos es principalmente taxonómica, describiremos las asociaciones de rodados como un sólo conjunto.

-Lateralmente y a la misma altura de Sierra de la Estrella-1, nivel 14, aparecen dos lentejones carbonáticos localmente ricos en corales solitarios, que han dado dos asociaciones diferenciadas (14' y 14''), cuyas peculiaridades hacen que las describamos por separado.

-Para finalizar, en la parte alta de la sucesión de la Sierra de la Estrella, aparece la última asociación importante de este afloramiento, siglada por nosotros como Sierra de la Estrella-1, nivel 24 (más algunos ejemplares de los niveles inferiores), pero que corresponde al nivel Sierra de la Estrella-2, nivel 7, asociado a la parte alta del ultimo nivel biohermal de la Sierra de la Estrella (Sierra de la Estrella-2, nivel 6).

***3-2-1) Asociaciones de los niveles margosos de la Sierra de la Estrella 1.-**

***3-2-1-1) Introducción.-**

Los ejemplares rodados encontrados en la ladera de Sierra de la Estrella-1, aparecen a distintas alturas, abarcando cerca de 40 m. de potencia en la sección, desde la base del nivel 10, hasta la parte media del nivel 18 (ver esquema de la columna). La mayor cantidad de ejemplares aparecen en el nivel 10 (65 ejemplares) y en el 18 (103 ejemplares). Entre ambos niveles aparecen otros 52 corales solitarios rodados en las zonas margosas de los niveles 12 (4 ejemplares), 13 (14 ejemplares), 14 (6 ejemplares) y 15 (28 ejemplares), estando ausentes en los niveles biohermales 16 - 17.

Elementos comunes a todas las asociaciones son el considerable porcentaje de formas con disepimientos, tanto solitarias como coloniales, así como colonias de michelinidos de gran tamaño. Además se observan otros tipos de tabulados, así como la presencia constante de *Palaeacis* en ramas sueltas o pequeñas colonias. Al igual que pasaba en los Santos, estas asociaciones mixtas con formas disepimentadas, son, como veremos, ricas en elementos del plexo de *Rylstonia*.

La macrofauna asociada en los niveles margosos es en general escasa. Entre ella podemos destacar braquiópodos (unos 2 ejemplares en el nivel 10 y 6 ejemplares en el 18) y crinoideos (2 cálices en el nivel 18).

Las microfácies asociadas a los cálices, son sin embargo bastante variadas, con muchos tipos de algas, foraminíferos y briozoos. Aparecen también placas de equinodermos, algún heterocoral, espículas y fragmentos de esponjas, fragmentos de trilobites y braquiópodos y en menor medida, restos de moluscos (principalmente bivalvos).

3-2-1-2) Composición taxonómica de las asociaciones.-

***3-2-1-2-1) ~~Sierra de la Estrella, nivel 10~~ (ver tabla de datos y diagrama de frecuencias).-**

Con 65 representantes de 9 plexos y 18 especies, se caracteriza por el alto porcentaje de *Rylstonias*, con un 35,5%. A continuación se destacan ejemplares de los plexos de *Rotiphyllum* (18,6%) y *Cyathaxonia* (13,8%).

Entre las formas del plexo de *Rylstonia* el porcentaje de ejemplares con columnillas complejas y tendencia a desarrollar disepimientos (*R. benecompecta*) está equilibrada con el porcentaje de formas más simples (*R. densa*). Entre los ejemplares de *Rotiphyllum* destacan porcentualmente las formas con desarrollo de apertura axial pertenecientes a la especie *R.*

trochophylloides, siendo también importante el porcentaje de *R. costatum*, así como la ausencia de formas de *R. rushianum*. Por su parte, las formas de *Cyathaxonia* son heterogéneas e igualmente repartidas entre *C. cornu* y *C. rushiana*.

El resto de los grupos tienen una representación menor. Dentro del plexo del género *Cania* (9,2%), las formas corresponden a la especie de desarrollo pinnado y adaptaciones al sustrato, *C. pinnatum*. También es significativo el porcentaje de *Duplostella fedorowskii* (7,7%) y de ejemplares pertenecientes al plexo de *Soschk.?-Claviph.?* (6,1%). Aparece también algún ejemplar de los plexos de *Ufimia* (1,5%), *Convexiphyllum* (3,1%) y *Pentaphyllum* (4,6%).

Las formas disepimentadas de Sierra de la Estrella/10 provienen más bien de su parte baja, en las cercanías de la parte superior del biohermo de Sierra de la Estrella/8. Entre las mismas destacan grandes coloniales faceloides y numerosos solitarios, todos ellos aún escasamente estudiados (estas formas suelen aparecer afectadas por sílice de borde). A pesar de lo dicho, entre el grupo central de corales solitarios en sentido estricto, recogidos a partir de la parte media del nivel, las formas con disepimentos son en realidad escasas, con solamente 2 ejemplares solitarios. Además encontramos varios ejemplares de *Palaeacis* y dos colonias de michelinidos.

***3-2-1-2-2) Sierra de la Estrella, niveles 11 al 15** (ver tabla de datos y diagrama de frecuencias).-

El conjunto recogido entre los niveles Sierra de la Estrella-1/12 y Sierra de la Estrella-1/15 (en continuidad con las formas de Sierra de la Estrella-1/10), consta de 52 ejemplares pertenecientes a 9 plexos y 19 especies, presenta, dentro de los grupos mayores, un porcentaje más igualado entre *Rylstonia* (23,07%) y *Rotiphyllum* (26,92%), aunque éste último, está dividido en 5 grupos específicos diferentes, entre los que podemos destacar la aparición de *R. rushianum* y cierta persistencia de *R. trochophylloides*.

A diferencia de Sierra de la Estrella-1/10, en este conjunto no aparece *Cyathaxonia* y sin embargo el plexo de *Ufimia* está bien representado (11,53%), aunque de forma heterogénea, mediante tres grupos específicos con muy pocos ejemplares. Por otro lado, al igual que en Sierra de la Estrella-1/10, los grupos de *Duplostella* (7,7%) y *Soschk.?-Clav.?* (7,7%), tienen una importancia intermedia, mientras que *Cania* (5,7%), *Pentaphyllum* (3,8%), *Convexiphyllum* (1,92%) y *Amplex.? hispanica* (1,92%), tienen una representación baja, por debajo de los tres ejemplares.

En este conjunto el número de formas disepimentadas es también escaso y se refiere principalmente a algún colonial en Sierra de la Estrella/14 y solitarios dispersos en los niveles duros. Además se recogieron dos colonias grandes de michelinidos (una de ellas de forma cilíndrica) y también algún ejemplar de *Palaeacis*.

***3-2-1-2-3) Sierra de la Estrella nivel 18** (ver tabla de datos y diagrama de frecuencias).-

La asociación de Sierra de la Estrella-1/18 es la más numerosa y variada, con 103 ejemplares, clasificados en 12 plexos y 23 especies. La distribución taxonómica es la más homogénea, en donde ningún grupo supera el 13%. Los ejemplares de este nivel aparecen por encima del biostromo de Sierra de la Estrella-1/17 y por tanto su afloramiento queda separado de los anteriores, en la ladera contigua, unos 50 metros hacia arriba.

El conjunto está caracterizado por la escasez del plexo de *Rylstonia* (sólo un 5,8%), por un gran desarrollo de *Pentaphyllum expansum* (12,62%), *Cania simplex* (11,65%), *Duplostella fedorowskii* (10,67%) y *Ufimia bradbournense* (8,73%), por la aparición de una variedad nueva, *Sochkineophyllum? rodriguezi* var. *gigante* dentro del plexo de *Sochk.?-Clav.?* (7,76%), un grupo moderadamente amplio pero muy heterogéneo de *Cyathaxonia* (10,67%) y un plexo de

Rotiphyllum importante (12,62%) aunque subdividido en muchos pequeños grupos (destaca la disminución de *R. trochophylloides*, el aumento de *R. rushianum* y un número elevado de formas cercanas a *Saleelasma* en sentido estricto).

Además se registra la aparición de numerosos grupos, menos importantes numéricamente pero muy variados, así, tenemos formas del plexo de *Zaphrentites* (4,85%), de *Saleelasma* (2,9%), de *Maimonella* (1,94%), *Ufimia* sp.2 (1,94%), *Amplex.? hispanica* (0,97%), *Cania pinnatum* (0,97%).

En Sierra de la Estrella-1/18 los corales con disepimientos son algo más abundantes que en los niveles anteriores, con 10 especímenes solitarios, alguno de ellos claramente reelaborado y un par de ejemplares coloniales (en realidad éstos últimos están asociados a niveles del biohermo). La aparición de michelinidos y *Palaeacis* es igualmente común que en casos anteriores.

*D-3-2-1-3) Descripción general de la tafonomía.-

Las morfologías predominantes en estas asociaciones son abiertas, principalmente de tipo trocoide más o menos recumbente, pudiendo ser en algunos casos casi pateladas (*Pentaphyllum*), siempre con cálices que no llegan a desarrollar una gran profundidad. El hábito cilíndrico es escaso y sólo se observa con cierto desarrollo en unas pocas formas (las más disepimentadas) del plexo de *Rylstonia*.

Tanto en este plexo como en el de *Rotiphyllum* son abundantes los fenómenos de retracción periférica o rejuvenecimiento (alrededor de un 20%), así como algunos fenómenos patológicos quizás relacionados con dichas retracciones (8%). Otras patologías, como ausencia o repetición de partes, son esporádicas y poco significativas en el conjunto.

Los xenomorfismos (o adaptaciones al sustrato) son localmente abundantes, principalmente en lo referente a los ápices de la especie *Cania pinnatum*. Además aparecen adaptaciones tubulares en el tejido estereoplásmico de varios cálices y murallas (5 casos).

El único caso de epifauna recogido en las asociaciones de rodados es la colonia de tabulados que crece adosada a la muralla externa de un ejemplar reelaborado de *Amplexizaphrentis? hispanica* (lám. XXXI-11).

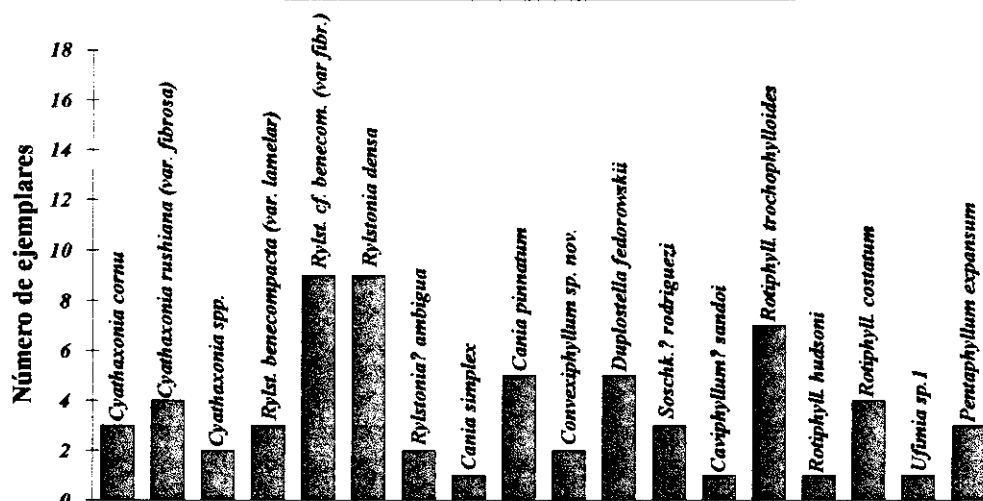
La microperforación, en comparación con lo expuesto para las asociaciones de Los Santos, es en Sierra de la Estrella, bastante más penetrativa y profunda. La distribución de esta microperforación, es variable, dependiendo más del taxón considerado que del nivel (en cada nivel se repiten más o menos los mismos valores):

El grado de microperforación es bajo o muy bajo (por debajo del 10% de incidencia) en *Cania simplex*, *Cania pinnatum*, *Pentaphyllum expansum* y en general en el plexo de *Rotiphyllum*, mientras que es alto (por encima del 40-50% de incidencia) en *Rylstonia*, *Cyathaxonia*, *Duplostella* y *Ufimia*, siendo más o menos intermedio en el resto de los grupos.

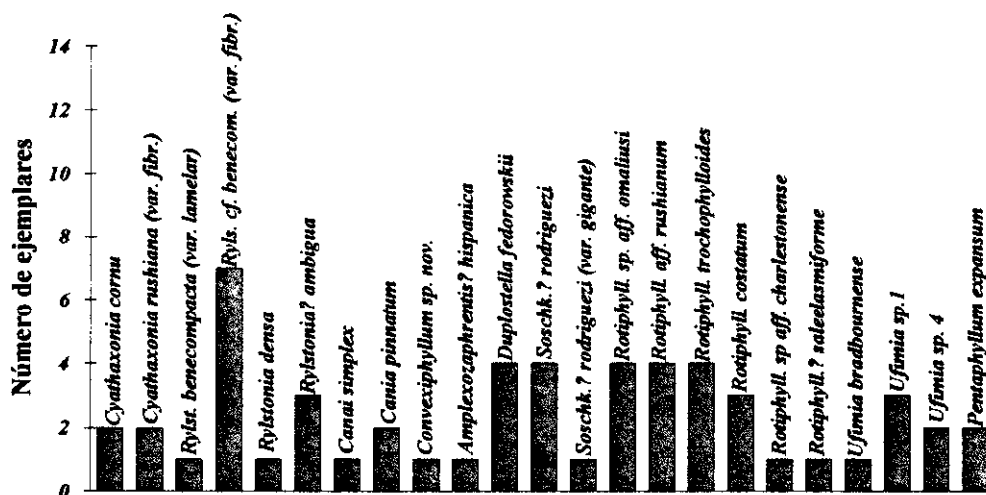
Las mesoperforaciones son escasas y dispersas (7 casos representados en casi todos los niveles más numerosos), siempre de tipo *Trypanites*.

Los rellenos poseen casi siempre un mismo tipo de matriz sedimentaria carbonática y muy fina, de color verdoso. Los ejemplares con un mayor contenido arcilloso en dicha matriz son abundantes en el nivel 18 y en los grupos de *Cania simplex*, *Rotiphyllum* y *Pentaphyllum expansum*, aunque en este último caso el relleno resulta escaso y el porcentaje de cálices semivacíos es bastante alto (aproximadamente 60%). En general, matrices más arcillosas se reparten por los diferentes grupos de un modo aleatorio, no superando de media el 20%.

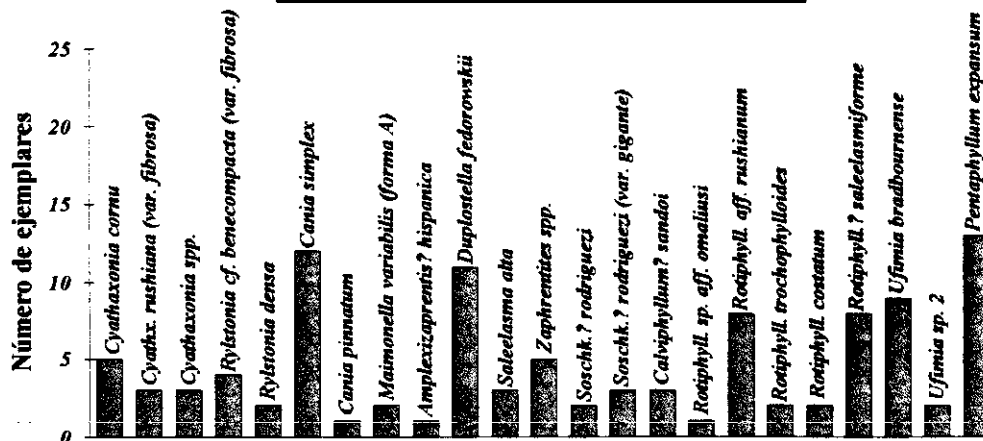
Nivel 10 de la Sierra de la Estrella (65 ejemp.)



Niveles 12, 13, 14 y 15 de la Sierra de la Estrella (55 ejemp.)



Nivel 18 de la Sierra de la Estrella (105 ejemp.)



La fracción lítica de los rellenos consiste siempre en granos de cuarzo, más bien angulosos, aunque siempre de pequeño tamaño. Estos granos de cuarzo varían en su porcentaje, aunque sin superar el 20%. La fracción bioclástica es sin embargo bastante variable, tanto en tamaño como en componentes. Se observan placas de equinodermos, briozoos, granos compuestos, fragmentos de conchas (braquiópodos, moluscos, trilobites), así como algas, foraminíferos, ostrácodos, espículas de esponjas y algún oolito ocasional. La densidad del empaquetamiento de los componentes es también variable, aunque en general, el tamaño de los clastos es pequeño (sólo un 10% de casos con bioclastos grandes) y la textura suele ser más cercana caliza packstone (20% caliza mudstone, 35% caliza wackestone y 45% caliza packstone).

El porcentaje mínimo de ejemplares reelaborados es similar en todos los niveles, en general más o menos un 5-8% (tres-cuatro casos por asociación). Estos ejemplares muestran intensa microperforación y casi siempre alguna erosión y rellenos incoherentes, normalmente más finos que la matriz, aunque del mismo tipo. Dichas reelaboraciones, al igual que los casos supuestos en Los Santos, implican diferencias temporales poco importantes.

La compresión de los cálices es muy baja, incluso en aquellos más profundos, excepto en los cálices semivacíos de *Pentaphyllum* (60-75%). En los demás grupos el porcentaje observado no supera el 10-15%, siendo más normal que los ejemplares de cáliz profundo y/o de relleno más arcilloso, sean los que más fácilmente sufren compresión.

Los empalizadas calcíticas caliculares son en general escasas y poco desarrolladas (el porcentaje más alto es en *Rylstonia* de Sierra de la Estrella/10, donde se alcanza el 30%), no superando normalmente el 20%. Estos empalizadas calcíticas aparecen recrystalizadas una de cada tres veces.

Las recrystalizaciones de la matriz son de dos tipos principales, por un lado una recrystalización a pseudoesparita, que en muchos casos da lugar a mosaicos turbios (marrones o anaranjados según la oxidación) de cristales anhedrales (entre el 25% y el 40% de incidencia) y en otros casos produce una masa de cristales rómbicos verdosos densamente empaquetados (entre el 15 y el 25% en todos los niveles). Podemos tener recrystalizaciones de tipo similar pero diseminadas heterogéneamente por el relleno (rombos menos empaquetados o también regiones de haces).

En estos rellenos caliculares también observamos la aparición de recrystalizaciones aciculares (12% de los casos). Cuando estas acículas se desarrollan en rellenos recrystalizados previamente a rombos, las acículas son gruesas y con escasa participación de sílice. Dichas acículas parecen aprovechar líneas creadas por el empaquetamiento previo de los rombos. Cuando esta alteración se desarrolla en rellenos no recrystalizados y más arcillosos, las acículas son más finas y con un mayor contenido en sílice.

La sílice reemplazante, tanto en los rellenos caliculares como en los cementos infracaliculares, es un fenómeno realmente escaso en Sierra de la Estrella (menos del 5%). La sílice intraesquelética es sin embargo algo más corriente, formando por lo general manchas grises e irregulares poco maduras. Existen además unos cuantos casos de sílice fibrosa y esferulítica (tres casos en Sierra de la Estrella) y otros tantos de sílice de borde, bien desarrollada, con la aparición incluso de anillos de beekita.

Los cementos de primera y segunda generación se desarrollan perfectamente en la mayoría de los ejemplares, sin que se observen evidencias de fenómenos de recrystalización bajo presión como los descritos para los ejemplares de los Santos. Aparece sin embargo, aunque en bajo porcentaje, dolomita barroca asociada a películas ferruginosas y alteraciones de la textura normal de los cementos de 2ª generación, fenómeno que no se observa en la cuenca de los Santos

de Maimona.

Por último, ejemplares con regiones de zig-zag presión son en general muy escasos (no se han observado más de tres casos en toda la Sierra de la Estrella).

***D-3-2-2) Asociaciones en niveles duros de Sierra de la Estrella.-**

A mitad de la columna de Sierra de la Estrella-1, a la altura del nivel 14, han sido estudiadas tres asociaciones algo peculiares, similares en el sentido de que son acumulaciones anormales de corales solitarios obtenidas *in situ* directamente de los niveles duros. Una última asociación obtenida también en un nivel duro es la del nivel Sierra de la Estrella-1/24 (o lo que es lo mismo Sierra de la Estrella-2/7).

Sierra de la Estrella/14' es una asociación obtenida en un estrato lenticular con facies predominantemente oolítica. Los oolitos de esta roca son siempre radiales, de núcleo simple y de forma esférica y regular. Dichos oolitos están incluidos en una matriz micrítica con granos de cuarzo dispersos.

La asociación es poco variada taxonómicamente, rica en general en formas que desarrollan gruesas murallas externas, estructuras internas adelgazadas y procesos de fijación al sustrato. Las especies representadas son *Cania pinnatum* (7 ejemplares, más dos formas anómalas), *Ufimia* cf. *cerezo* (5 ejemplares) y *Rotiphyllum costatum* (3 ejemplares más dos formas anómalas).

En algunos de los ejemplares observados, la deformación de la geometría normal de la sección es casi completa, en respuesta a la adaptación de superficies previas. Estas deformaciones de los ejemplares sobre el sedimento implican que los mismos fueron enterrados en posición de vida.

La perforación en este nivel es localmente intensa, aunque nunca afecta a todas las superficies del coral, observación que apoya el argumento de que los ejemplares están en general acumulados, pues la perforación sólo se desarrollaría en las superficies libres.

En el ejemplar de la fig., observamos que el relleno calicular oolítico no ocupa por completo la cavidad, dejando una zona hueca superior, ocupada actualmente por un cemento fibroso turbio alrededor de los septos y que bien pudiera ser de origen algal o bacteriano y por tanto interpretable como una incrustación.

En general no se observan compresiones caliculares (sólo un caso de cáliz semivacio de *Ufimia*), como tampoco desarrollo de empalizadas calcíticas u otras recristalizaciones del relleno (menos algunas zonas recristalizadas a rombos) o zig-zag presión. Sin embargo es corriente observar estructuras de disolución bajo presión peculiares, que afectan principalmente a las placas de crinoides (ver para más detalle apartado general sobre presión disolución).

El caso de Sierra de la Estrella-1/14" es diferente. La muestra fue recogida en la continuación lateral del nivel 14', a unos 150 metros de distancia hacia el oeste. La facies de la nueva muestra es caliza caliza packstone encrinítica con gran abundancia en briozoos, donde ya no se observan oolitos. La asociación es también pobre taxonómicamente, pero muy rica numéricamente: el taxón predominante es *Cyathaxonia*, con gran desarrollo de la variedad fibrosa de *C. rushiana* (23 ejemplares) y una no menos importante cantidad de ejemplares de *C. cornu* (12 ejemplares). Además son corrientes los ejemplares del plexo de *Rotiphyllum* (7 ejemplares, principalmente 4 de *R. trochophylloides*, 2 de *R. rushianum* y 1 de *R. costatum*) y tres formas del plexo de *Rylstonia*.

Lo más notable de este nivel es el elevado número relativo de ejemplares con claros síntomas de reelaboración (intensa perforación, rellenos incoherentes, en general más finos que la matriz, y erosiones parciales), alcanzando al menos el 20% del total.

Esta reelaboración resulta incoherente en principio con la homogeneidad taxonómica y con observaciones como las realizadas en el plexo de *Cyathaxonia*, en donde hemos podido deducir que muchas de las formas de menor tamaño aparentemente intermedias entre *C. cornu* y *C. rushiana*, corresponderían en realidad a ejemplares juveniles de esta última (al igual que sucedía en Mogotes-4').

La única conclusión posible es que el conjunto procede de la removilización de una población cercana rica en ejemplares pertenecientes a *Cyathaxonia*, que se desarrollaba en una facies diferente y menos bioclástica. Esta removilización es de escasa entidad, aunque produce un mayor porcentaje de restos reelaborados y un mayor tiempo de exposición bioestratigráfica.

La tercera asociación relacionada con el nivel 14, es la obtenida en relación con una colonia de michelinidos de hábito cilíndrico hallado a techo del nivel 14' y siglada como Sierra de la Estrella-1/15'. El interior de dicha colonia está lleno de formas anómalas de corales solitarios y de un tipo corales tubulares, con tábulas y escasos septos bastante peculiares y que aún no han sido estudiados. Estas colonias de crecimiento cilíndrico se denominan circumratatorias e indican un medio de desarrollo energético (ver GILL & COATES, 1977).

Los corales solitarios, son 7 u 8 ejemplares, principalmente pertenecientes a *Cania pinnatum*, una forma tubular hueca con sólo cuatro septos y no descrita en la Tesis, así como un ejemplar anómalo de *Ufimia*. Todos ellos muestran la misma tipología de deformación singenética por adaptación a un sustrato, pero además son muy abundantes las mesoperforaciones, también relacionadas con la colonia de michelinias y que en algún caso parecen tener carácter mixto. La matriz de toda la muestra es en general un caliza mudstone verdosa, en el que flotan escasas placas de crinoideos, en las que se observan los mismos fenómenos de presión disolución referidos para Sierra de la Estrella/14'. La caliza mudstone aparece también localmente recristalizada, formando zonas de haces calcíticos fibrosos de colores anaranjados.

La asociación del nivel Sierra de la Estrella-1/24, relacionada con el techo del tercer paquete biohermal (niveles Sierra de la Estrella-2/6a y b), queda separada del conjunto principal por una gran potencia de sedimentos (unos 160 metros). Esta circunstancia se deja notar algo en la composición taxonómica, pues se observan formas nuevas (como los ejemplares relacionados con el plexo de *Cania*, o las tres formas sin clasificación) junto a otras comunes (ejemplares de *Cyathaxonia*, *Rotiphyllum*, *Duplostella* o *Pentaphyllum*). En este afloramiento también ha aparecido una pequeña colonia de *Siphonodendron junceum* además de ser abundantes los restos de *Palaeacis*.

La microfacies de este nivel es intermedia entre las de los niveles 14' y 14", en el sentido de que observamos oolitos pero éstos son elementos alóctonos transportados en la encrinita que los contiene. Los ejemplares no muestran indicios de reelaboración y sólo alcanzan un nivel medio de microperforaciones.

***D-3-2-2) Interpretación de la Sierra de la Estrella.-**

Los datos tafonómicos generales nos sugieren las siguientes interpretaciones:

En general, una microperforación tan penetrativa como la observada, indica condiciones someras. El bajo porcentaje de rellenos arcillosos (sólo más alto en Sierra de la Estrella-1/18) pueden implicar un medio en general escasamente turbio. Las matrices más carbonáticas de estos corales solitarios facilitan una mejor cementación temprana y una mayor resistencia a la carga litostática, lo que explica también el escaso porcentaje de compresión calicular (excepto en el caso un tanto especial de *Pentaphyllum*). Estos datos también explicarían el bajo desarrollo de empalizadas calcíticas caliculares (escasa compresión) y la práctica ausencia de sílice

reemplazante podría correlacionarse con un bajo contenido en arcilla (y quizás también menor contenido en materia orgánica). El resto de silicificaciones observadas pudieron ser producidas a partir de la diagénesis temprana, aunque los precipitados con sílice siempre son posteriores a los carbonatados. Buena muestra de ello es la aparición de fases de cemento silíceo en las zonas más internas de los huecos interseptales de algunos ejemplares (por ejemplo SSE/18-2).

En cuanto a las acículas, las recristalizaciones de los rellenos condicionan en su caso la morfología de las mismas (grandes acículas en rellenos recristalizados a rombos). Dichas acículas se vuelven a revelar como fenómenos producidos durante una segunda fase de la diagénesis.

El escaso desarrollo de zig-zag presión indica que los esfuerzos sufridos por los niveles margosos con corales solitarios no tenían componentes de cizalla importantes. Esta observación alcanza su mejor contrastación al comparar los ejemplares de Sierra de la Estrella con la asociación del Couce, tan parecida en muchos aspectos, pero que presenta por contra, un gran desarrollo de zig-zag presión, al estar en una zona tectónica con una componente de cizalla mucho más importante.

Sin embargo la aparición de cementos sustituidos parcialmente por dolomita barroca y películas de elementos opacos, también sugieren que existieron fases de alteración verificadas a cierta profundidad y/o temperatura (ver discusión en el capítulo de tafonomía general).

En cuanto a las diferencias entre las asociaciones estudiadas, diremos que son principalmente taxonómicas (excepto en lo referente a 14', 14" y 15'). Interpretamos dichas diferencias como correspondientes a un efecto en general transgresivo, que da lugar finalmente a una asociación más variada y típica de corales solitarios (nivel 18). El nivel 14' muestra oolitos radiales bastante regulares que en sí mismos parecen indicar medios intermareales típicos. Sin embargo la presencia de abundante matriz micrítica entre ellos puede indicar que estos oolitos estarían transportados hasta una zona menos lavada que la propia de su formación original. En cualquier caso el aporte de oolitos, así como de micrita y de granos de cuarzo, debió ser continuo ya que aparece siempre tanto en la matriz, como rellenando las cavidades caliculares de los corales solitarios. Como decíamos en otro apartado, dichos corales muestran adaptaciones específicas de fijación para este sustrato y rasgos tafonómicos que nos indican que fueron enterrados en posición de vida. Por tanto se deduce que los corales colonizaron un sustrato en el que había un continuo aporte de oolitos y de barro micrítico con granos de cuarzo. Este medio puede corresponder a la desembocadura de un pequeño canal que estuviera removilizando material de barras oolíticas cercanas.

Sea o no sea cierta la hipótesis que proponemos aquí para interpretar la facies oolítica en detalle, lo cierto es que el medio corresponde a una zona somera, si no intermareal, sí submareal somero, con un cierto grado de energía. Otra asociación que indica similares condiciones, es la que describíamos en relación con la colonia cilíndrica (crecimiento circumrotatorio) de michelinias siglada como 15'. En esta asociación no sólo abundan los ejemplares con adaptaciones, si no que la misma colonia, por su hábito cilíndrico indica una interpretación similar: para la formación de poliperitos en toda la superficie, la colonia tiene que haber "rodado", lo cual indica por sí mismo cierta energía (GILL & COATES, 1977).

Al igual que en 14', las formas con adaptaciones al sustrato (principalmente *Cania pinnatum*) se observan en el nivel 10 y también, aunque menos, en los niveles margosos entre el 12 y el 15. A pesar de ello las asociaciones de estos niveles muestran mayor diversidad que 14' y 15', con formas estándar de fondos blandos, entre las que destacan la gran abundancia de ejemplares del plexo de *Rylstonia* y formas algo especializadas dentro del plexo de *Rotiphyllum* (principalmente nos referimos a *R. trochophylloides*). Estos conjuntos de facies margosa, podrían corresponderse con zonas también someras del submareal, pero con una menor energía en el

medio.

La facies de 14" se enmarca en el conjunto como un nivel de removilización local (probablemente corresponde a una tempestita) que provoca una reelaboración de escasa entidad, similar seguramente a la que es responsable de los ejemplares reelaborados del resto de los niveles.

La asociación del nivel 18, producida con posterioridad a la caliza masiva de los niveles 16-17, es sin embargo diferente al conjunto de los niveles 10 al 15. Presenta una riqueza taxonómica mucho mayor (23 especies), con abundante presencia de formas ausentes hasta el momento, como *Pentaphyllum expansum*, *Rotiphyllum rushianum* o *Ufimia bradbournensis*, la sustitución de formas fixosésiles (con adaptaciones al sustrato) como *C. pinnatum* por formas recumbentes como *C. simplex*, o el bajo porcentaje de formas del plexo de *Rylstonia*, que en conjunto indicirían un medio más propicio para una asociación de corales solitarios, quizás más abierto y profundo (recordemos las características observadas en Las Pilitas). Esto concuerda con el hecho de que los valores generales de la microperforación en este nivel sean más bajos y los porcentajes de rellenos finos sean a su vez mayores.

La asociación del nivel Sierra de la Estrella-1/24 (ó Sierra de la Estrella-2/7) se asocia nuevamente a la parte superior de un tramo de caliza masiva biohermal. En concreto el nivel es una fina capa bioclástica y tabular que es interpretada como una variación lateral menor relacionada con el biohermo. La distancia estratigráfica que separa este nivel del nivel 18 puede ser la responsable de la aparición de formas nuevas como las de *Cania* sp.nov.1, ya que no se observan diferencias ambientales importantes. De hallar una fauna más numerosa, este conjunto podría ser importante para calibrar posibles cambios bioestratigráficos.

***D-3-3) Asociación del Couce.-**

Siguiendo hacia el oeste el cabalgamiento entre las bandas meridional y central y a unos tres-cuatro kilómetros de la Sierra del Castillo encontramos una serie de afloramientos con calizas que corresponden a cuñas tectónicas con contactos mecánicos respecto a ambas bandas. A la altura del afloramiento del Couce, correspondiente a la banda central y con abundante contenido terrígeno, restos de plantas y niveles de carbón, se halla el mejor afloramiento de la banda carbonática acuñaada.

A pesar de la aparente concordancia entre los niveles de calizas del Couce y la serie detrítica adyacente, las diferencias entre ambos sectores son suficientes como para deducir entre ambas una segunda línea de cabalgamiento.

La asociación recogida en el Couce, con 32 ejemplares, no se asocia con formas disepimentadas (sólo un ejemplar), aunque sí con restos de *Palaeacis* tan típico en la Sierra de la Estrella. Además, de los tres ejemplares del plexo de *Rylstonia* que aparecen, ninguno desarrolla disepimientos con claridad. La asociación es especialmente rica en *Cyathaxonia rushiana* variedad lamelar (14 ejemplares) y *Rotiphyllum rushianum* (7 ejemplares). Además aparecen 4 ejemplares pequeños de *Cania pinnatum*, 3 formas del plexo de *Ufimia*, 1 ejemplar de *Cyathaxonia cornu* y 1 ejemplar de *Pentaphyllum*, así como 2 no determinables.

Dentro del conjunto existen al menos 6 ejemplares (cuatro de *Cyathaxonia*, uno de *Rotiphyllum* y otro de *Rylstonia*) con un gran desarrollo de microperforación, facetas erosivas e incoherencia en los rellenos, conjunto de rasgos que indican reelaboración. El patrón de la microperforación es también muy penetrativo.

La facies en la que aparecen los ejemplares presenta laminación y consiste en sedimento arenoso rico en fragmentos de briozoos, aunque pobre en otros restos más característicos, como algas o foraminíferos. La fracción lítica consiste en granos de cuarzo similares a los observados

en las facies de Sierra de la Estrella.

En los rellenos de algunos ejemplares observamos recristalizaciones a mosaicos de rombos y dos o tres casos con acículas desarrolladas. Las silicificaciones sólo son intraesqueléticas y escasas. Una notable excepción la constituye un ejemplar aislado, hallado en la zona más alta de la colina, lejos del resto de ejemplares. Este espécimen, está totalmente sustituido por sílice esferulítica, quedando únicamente un pequeño anillo periférico de tejido esquelético entre los esférulos y la muralla externa también silicificada (fig. 9-a).

Uno de los detalles tafonómicos más notables, es el gran desarrollo de zig-zag presión que afecta a un 50% de los ejemplares. Como decíamos en otro apartado, relacionamos este dato con el emplazamiento tectónico del afloramiento.

Taxonómicamente, esta asociación no presenta una filiación clara con un determinado nivel de la Sierra de la Estrella, observándose formas tanto de *Rotiphyllum* aff. *rushmanum* típicas del nivel 18 como formas de *Cania pinnatum* propias de los niveles 10-15. Además tenemos el gran desarrollo de *Cyathaxonia rushiana* variedad lamelar, más cercana a las descritas para la unidad 6 de los Santos, que a los conjuntos de este género observados en la Sierra de la Estrella.

Tafonómicamente sin embargo, las características de la matriz, así como en general los procesos sufridos (excepto el zig-zag presión) indican la relación directa de estos materiales con los del conjunto vecino de SSE. A pesar de todo existen diferencias: los niveles ricos en corales solitarios son arenosos y muestran laminaciones que quizás indican que seguramente la mayoría de los ejemplares son resedimentados (y algunos reelaborados), y que el medio de sedimentación corresponde a niveles de mayor energía y removilización, sin que podamos inducir nada del medio o los medios donde originalmente se desarrollarían los ejemplares.

***D-3-4) Otros afloramientos de Guadiato.-**

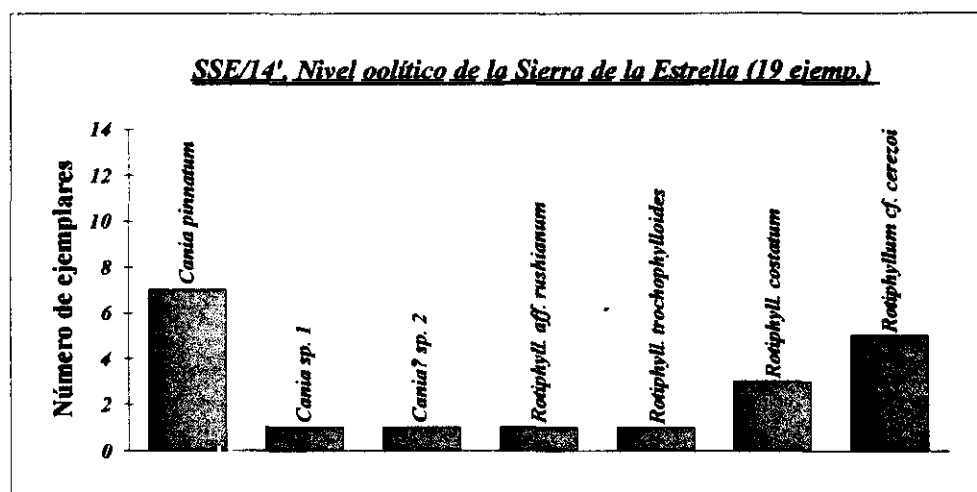
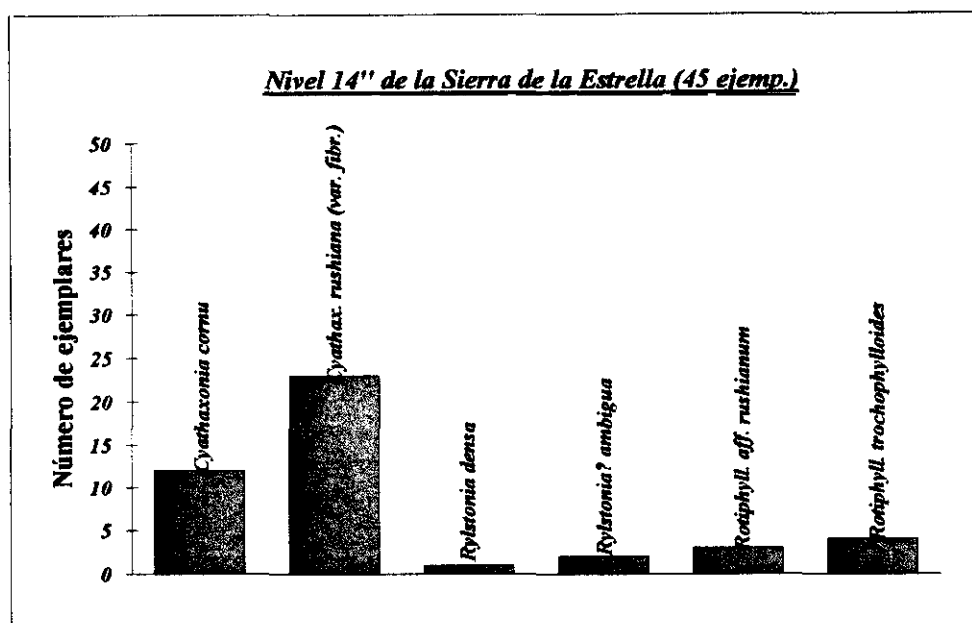
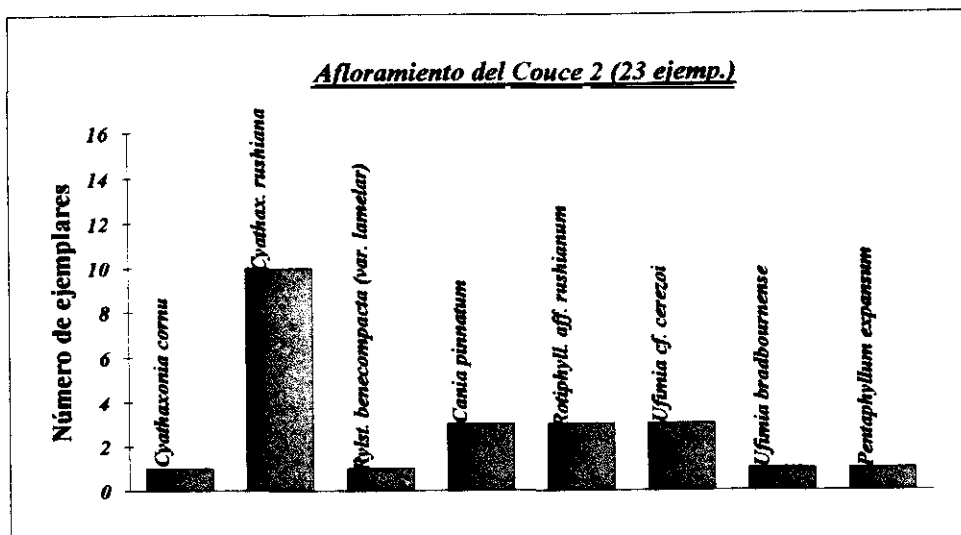
Como decíamos en la introducción, además de los dos conjuntos principales de afloramientos estudiados, han sido recogidos corales solitarios en otras muchas localidades esparcidas por toda la extensión carbonífera relacionada con el Guadiato y que en general nos indican grandes diferencias con las asociaciones arriba descritas.

Estas localidades abarcan desde la parte noroeste en Peñarroya, hasta la zona más al sureste, cerca de Villaviciosa de Córdoba.

El primer afloramiento está siglado como Peñarroya y fue descrito al exponer la especie *Rotiphyllum? petraiforme*. El nivel de donde provienen los ejemplares está formado por calizas margosas oscuras con abundantes algas. En las muestras observadas por nosotros, tres de los cuatro ejemplares muestran envueltas algares a su alrededor y aunque están incluidos en facies bioclásticas y son resedimentados, provienen de facies someras.

Otro medio rico en envueltas algares es el observado en los tres ejemplares de pequeños rotifilidos encontrados en el corte de la Sierra del Castillo (nivel 13). En estos últimos observamos además gran cantidad de materia orgánica.

En ambos casos los ejemplares corresponden a rangos de edad similares a los de la Sierra de la Estrella (zona 15). Dos ejemplares más con este rango de edades, son los encontrados en la parte trasera de la sección del Collado. Ambos son rodados y están intensamente silicificados (como en el caso del ejemplar aislado encontrado en la parte alta del Couce). La silicificación es esferulítica y no conserva prácticamente nada de las estructuras originales. Otros dos ejemplares intensamente silicificados son los encontrados en la cantera de las Adelfillas (Sierra Cabello, al este de La Sierra de La Estrella). Estos ejemplares pertenecen a *Rotiphyllum trochophylloides*, por lo que suponemos que provienen de niveles similares a los de la Sierra de la Estrella.



Además de los tres hallazgos citados, de edad Viseense superior, también tenemos una muestra de conglomerado polimíctico de esta misma edad encontrado en las cercanías del pueblo de Villafranca de Córdoba al este de Córdoba. Tres de ellos pertenecen a *Cyathaxonia* y son formas enanas, con desarrollo de tubérculos, apareciendo incluídas en una matriz algal, donde todo el conjunto es un canto más del conglomerado. Otro canto del conglomerado es un Hapsiphyllidae de morfología "alotropiofiloide" poco habitual dentro de los conjuntos estudiados. Todos estos ejemplares pueden considerarse reelaborados.

El resto de los ejemplares provienen de afloramientos situados en la banda central. De los 5 ejemplares de San Antonio, tres provienen de un nivel olistolítico cercano, aproximadamente equivalente al situado en la base de la columna del Arroyo de la Juliana. Estos tres ejemplares a pesar de estar bastante completos, presentan claras señales de reelaboración (incoherencia de rellenos y facetas erosivas). Todos ellos pertenecen claramente al género *Sychnoelasma*, típico del Viseense inferior y medio de Europa y América. Este hallazgo es problemático, ya que, aunque los ejemplares muestren síntomas de reelaboración, no existen en la cuenca indicios claros de sedimentos similares de dichas edades.

Los otros dos ejemplares aparecen incluidos en la sucesión normal del Arroyo de la Juliana (edad Serpukhoviense), dentro de una asociación de corales solitarios rica en *Aulophyllum fungites* y relacionada con niveles de gigantoprodúctidos y gran cantidad de bioclastos con envueltas algales. Estos tres ejemplares pertenecen al plexo de *Ufimia bradbournensis* (2) y al de *Rotiphyllum* (1) y parecen ser elementos poco importantes dentro del conjunto.

Otro afloramiento relacionado con este último, aunque algo más alto estratigráficamente, es el de la Caridad, próximo al pueblo de Espiel. En una de las laderas del afloramiento, aunque sin una clara relación con ningún nivel, encontramos dos ejemplares rodados gigantes de una misma especie. Hemos relacionado estos dos raros especímenes con el grupo de *Convexiphyllum*, creando con ellos una especie nueva (*C. gigas*). Estas formas gigantes quizás están relacionadas ambientalmente con numerosos ejemplares también gigantes pertenecientes al género *Siphonophyllia*, hallados cerca de *C. gigas*.

El último hallazgo dentro de esta banda, corresponde a un ejemplar casi completamente silicificado, encontrado en un nivel lutítico en la base de la columna del Vía Crucis (En el mismo pueblo de Espiel, a los pies de la Sierra del Castillo). Este ejemplar es similar a los especímenes de *Sychnoelasma* hallados en San Antonio, aunque en este caso no se observan síntomas de reelaboración. Las edades en el corte de Vía Crucis corresponden también al Serpukhoviense.

*** D-4) Comparación entre los Santos y S. de la Estrella-Couce. Conclusiones.**

***D-4-1) Comparación.**

Como quedó expuesto en la descripción geológica de las zonas estudiadas y también en el apartado correspondiente de esta tafonomía, consideramos que los bloques de La Sierra de la Estrella y el Couce son correlacionables (entre otras cosas y como hecho significativo, por las mismas asociaciones de corales solitarios), cosa que no sucede con el resto de afloramientos de la misma edad y situación, por ejemplo Sierra del Castillo o Sierra Boyera. Consideramos pues que la comparación válida se refiere al conjunto de ambos afloramientos respecto a la cuenca de Los Santos, siendo el resto de hallazgos de corales, de menor importancia por su escasez.

Las características tafonómicas generales de ambas regiones son en detalle diferentes como hemos podido comprobar en la discusión anterior. Estas diferencias generales hacen principal referencia al tipo de sedimento que se deposita en ambas regiones:

-En los Santos la sedimentación detrítica es de índole claramente grauwáquica, con gran disposición de material lutítico en suspensión y predominio de los fragmentos de roca (principalmente feldespatos) frente al cuarzo. Esta situación se debe a una considerable actividad volcánica hasta la unidad 2 y volcanoclástica más general coetánea con la sedimentación hasta la unidad 6. En la unidad 7, el carácter volcanoclástico se pierde y cambia la naturaleza de los sedimentos, que se hacen más maduros. Esta característica resume en cierto modo las diferencias observadas, ya que hace referencia a una cuenca sedimentaria volcanoclástico-carbonatada, tectónicamente muy inestable y con una gran subsidencia.

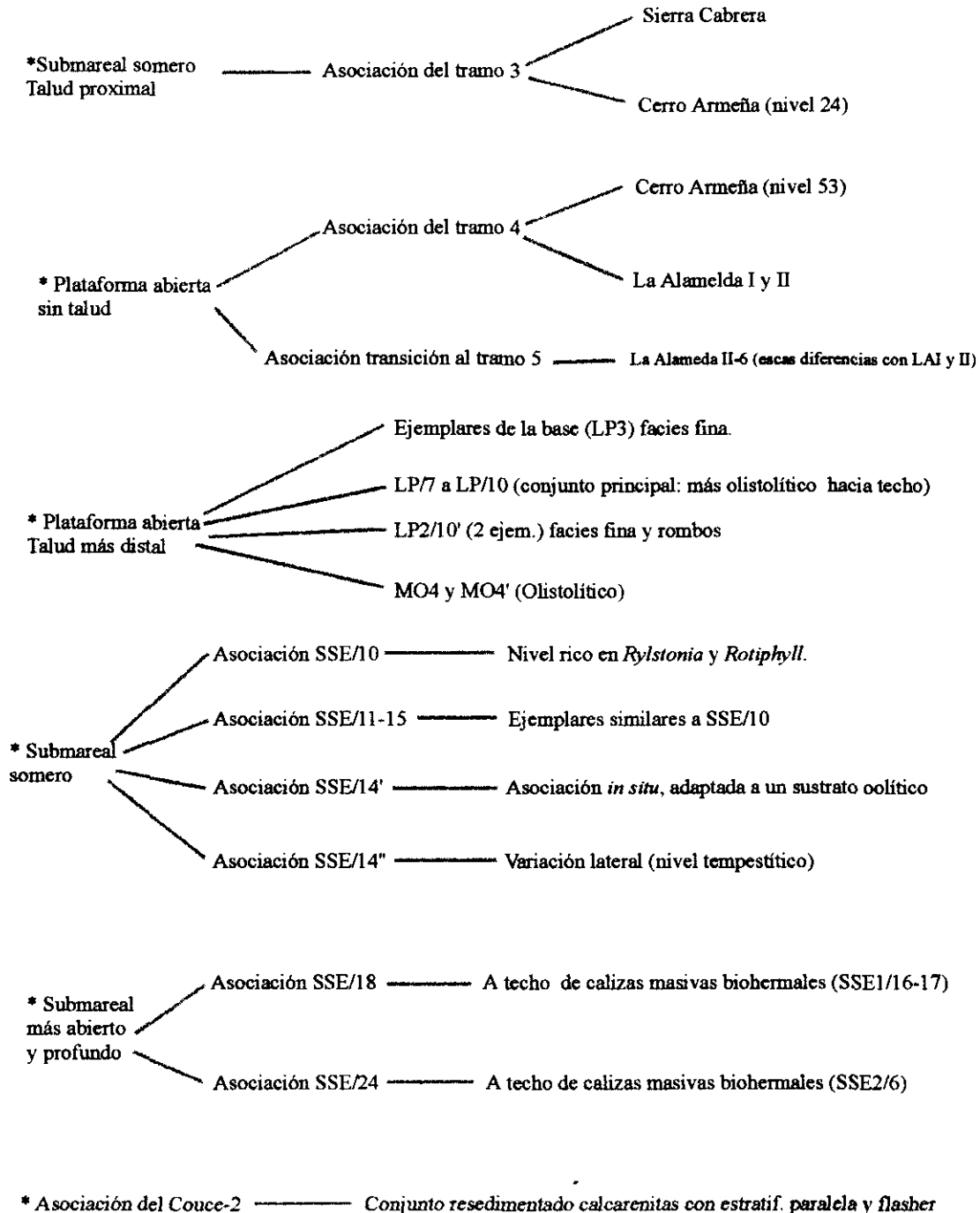
-En el fragmento de plataforma que constituye Sierra de la Estrella y la cuña tectónica del Couce sin embargo la sedimentación detrítica es de carácter más arcósico, con una menor disposición de material lutítico en suspensión y un claro predominio de clastos de cuarzo. Las características texturales del cuarzo y de la fracción lítica en general no indican una excesiva madurez, sugiriendo un área madre cercana y de naturaleza cristalina. Además, en los materiales estudiados, no se observan aportes de índole volcanoclástica. La conformación de la cuenca a la que pertenecen ambos terrenos es todavía un tanto oscura, pues falta por solucionar la correlación con el resto de materiales circundantes de la misma edad, así como su organización paleogeográfica original. Aún así las características estratigráficas observadas en las columnas de la Sierra de la Estrella indican cierta ciclicidad (nos referimos a la repetición de las calizas masivas biostromales de la Sierra de la Estrella, ver columnas). Este rango de ciclicidad no ha sido observado en Los Santos, y en nuestra opinión puede implicar una estabilidad tectónica mayor.

Las asociaciones de Sierra de la Estrella de los niveles 10 al 15, son asociaciones peculiares de corales solitarios adaptados a medios someros e inestables quizás comprendidos entre el nivel de base del oleaje en época normal y el nivel de base del oleaje en época de tormentas. Estas asociaciones son necesariamente peculiares, debido a que zonas como éstas suelen estar ocupadas por otros tipos de corales, principalmente formas disepimentadas. De hecho y como hemos señalado en las descripciones, dichas formas son comunes en estos niveles, aunque no suelen coexistir. Esto puede significar que la zona de sedimentación podría corresponder a una rampa carbonática compleja, rica en subambientes, algunos de los cuales serían difíciles de colonizar por las formas con disepimentos.

Esta situación bastante somera, acerca las citadas asociaciones, a las halladas a techo del tramo 3 en los Santos (Sierra Cabrera y Cerro Armeña). Esto coincide con el alto porcentaje de formas del plexo de *Rylstonia* que encontramos en ambos conjuntos, aunque las diferencias respecto al porcentaje de compresiones (tipo de relleno y cementación temprana) así como tipo de perforación (más intensa y penetrativa en Sierra de la Estrella), siguen indicando que las condiciones fueron más turbias en Los Santos, quizás para un mismo rango de profundidad y equivalente situación dentro de la plataforma.

Las asociaciones de la unidad 4 en la Alameda, tienen como rasgo más notable un mayor porcentaje de formas de desarrollo amplexoide, así como una gran abundancia de morfotipos escasamente diferenciados (plexo de *Zaphrentites*). En esta asociación existe un menor porcentaje relativo de compresión (siempre mayor que en Sierra de la Estrella) a la vez que un menor índice de perforación. Estas observaciones quizás implican una alta tasa de sedimentación (formas amplexoides, ver HUBBARD, 1970) y escasa removilización (índice bajo de microperforación), lo que coincide con un ambiente submareal proximal de plataforma abierta con bastante turbidez (secuencias turbidíticas) como el interpretado en RODRÍGUEZ *et al.* (1992), para esta unidad.

*** Interpretación paleoambiental de las asociaciones estudiadas más numerosas.**



En la Sierra de la Estrella no parece haberse dado esta situación, aunque quizás el sedimento calcarenítico del Couce se asemejaría un poco más. El hecho de que la asociación del Couce no se parezca en nada a la de la Alameda parece deberse a que los ejemplares del Couce están removilizados y provienen de otras zonas de sedimentación.

Las asociaciones de Sierra de la Estrella/18 y las de la unidad 6 en los Santos son similares principalmente en que ambos conjuntos son muy diversos y abundantes:

-El significado en los Santos parece evidente: una tasa de sedimentación más baja que en La Alameda y un ambiente suficientemente poco iluminado (pensamos que debido a mayor profundidad) como para inhibir el crecimiento de faunas disepimentadas.

-En el nivel 18 de la Sierra de La Estrella la asociación muestra un descenso en el porcentaje de formas indicativas de ambiente somero (principalmente *Rylstonia*) además de un descenso en el índice de microperforación y un aumento en los rellenos más lutíticos, así como la práctica desaparición de taxones con fijaciones al sustrato. Todas estas características indican un cambio en el medio de sedimentación: sería un medio más tranquilo (rellenos lutíticos, ausencia de fijaciones) y favorable al desarrollo de faunas coralinas sin disepimentos (mayor variabilidad). Este cambio respecto a las asociaciones estratigráficamente inferiores puede ser debido o bien a una mayor profundidad o bien a un aumento en la turbidez o incluso a ambos factores a la vez .

Los fenómenos bioestratinómicos en este tipo de asociaciones puede tener dos principales evoluciones, o bien una sedimentación dominada por la inestabilidad que dará lugar a fenómenos de deslizamiento y a secuencias turbidíticas (asociaciones de la unidad 6) con un mayor porcentaje de perforación y reelaboración, o bien asociaciones desarrolladas en condiciones de mayor estabilidad (Sierra de la Estrella/18).

***D-4-2) Conclusiones tafonómicas.-**

Tanto la composición taxonómica de las asociaciones, con la distinción de morfotipos y ecotipos característicos (tipos de cálices y estructuras de adaptación al sustrato, etc...), como un estudio de la incidencia de los distintos fenómenos bioestratinómicos observados, (epifauna, tipo e intensidad de la bioerosión, señales de transporte y erosión, así como señales de posible reelaboración), nos ha servido para deducir una posible interpretación del ambiente de sedimentación para cada asociación y acercarnos un tanto hasta algunas generalidades sobre el valor de indicador ecológico de determinadas tendencias y tipos de asociaciones respecto a la profundidad y a la energía del medio. Una conclusión que resulta bastante importante, es la de que las asociaciones de este tipo de corales pueden registrarse en medioambientes diferentes y que dicha diversidad parece poder reconocerse en las pautas morfológicas y en los procesos bioestratinómicos que las afectan. Las vicisitudes diagenéticas que sufrieron todos estos conjuntos fósiles tienen como principal factor de control, como decíamos, la matriz sedimentaria en la que fueron enterrados, factor que depende finalmente del tipo de cuenca en el que se desarrollan. Dicho material parece ser el responsable de la diferente incidencia de los fenómenos de compactación y de recristalización (tipo de relleno, cementación temprana, compresión, empalizadas calcíticas, mosaicos, rombos, sílice reemplazante o dolomita barroca).

Sin embargo la situación tectónica de la asociación respecto a la distribución de los esfuerzos en la zona, provoca una segunda diferenciación que puede diversificar los productos tafonómicos posponiendo la estabilización de los restos e implicando nuevos fenómenos de transformación (recristalización, zig-zag presión, facetas de presión disolución, acículas).

Los fenómenos de transformación pueden ser reactivados en fases telodiagenéticas, provocando la aparición de tipos tafonómicos totalmente nuevos (disolución y cementación parcial de cavidades en sedimentos lutíticos de la unidad 7, en los Santos).

Por último los procesos alterativos de afloramiento deben ser tenidos en cuenta en el estudio tafonómico, ya que los fenómenos de disolución subaérea, encostramiento y fragmentación, muy intensos sobre las poblaciones de rodados, enmascaran y dificultan el discernimiento del desarrollo y distribución de muchos otros fenómenos de alteración original.

Todo este estudio tafonómico está limitado por el tipo de asociaciones coralinas estudiadas (sólo corales solitarios del Viseense superior), que a pesar de su variedad, no recogen morfotipos y estados de conservación típicos en otros tipos de asociaciones desarrolladas en otros ambientes y edades.

ISSE/12-15	
21	
21	
11	
71	
11	
31	
11	
21	
11	
11	
41	
41	
11	
41	
41	
41	
31	
11	
11	
11	
31	
21	
21	
55	

Capítulo IX. Paleobiogeografía,

Bioestratigrafía

y relaciones Filogenéticas.-

A)*Introducción general.-

La mayoría de las observaciones e ideas que utilizaremos en este capítulo ya han ido siendo desgranadas a lo largo de todas las anteriores exposiciones. Principalmente nos referimos a las consideraciones realizadas en el capítulo de tafonomía de asociaciones, así como las consideraciones bioestratigráficas incluidas en las discusiones taxonómicas de cada grupo en particular.

En este capítulo resumiremos dichas caracterizaciones, ampliándolas respecto a una perspectiva paleobiogeográfica y bioestratigráfica incluyendo además las relaciones filogenéticas que creemos haber observado.

Las asociaciones estudiadas tienen como principal característica la aparente abundancia de elementos singulares para conjuntos próximos tanto en el espacio como en el tiempo. Esta singularidad se detecta incluso para conjuntos cercanos dentro de una misma sucesión y parece denotar una gran influencia del medio en su conformación, indicando que quizás tales factores darían lugar a un fuerte endemismo.

Hay que intentar subrayar sin embargo, otra serie de argumentos y posibilidades, para detectar en qué nivel taxonómico podemos establecer posibles correlaciones con otras cuencas o en su caso, poder establecer posibles equivalencias entre asociaciones ecológicamente similares.

Ya antes de empezar tenemos que indicar que en este sentido es difícil que lleguemos demasiado lejos, ya que los datos bibliográficos, como ya hemos señalado en otras ocasiones, son insuficientes. No podemos realmente comparar. Y esto se convierte más bien, en un plan de investigación futura, algo sobre lo que algún día podríamos llegar a discutir.

B)*Asociaciones de Los Santos.-

B-1) Discusión bioestratigráfica.-

En la comparación faunística entre las diferentes asociaciones de Los Santos realizada en el capítulo de tafonomía de las asociaciones, pudimos ver las notables diferencias entre ellas. Queda dilucidar qué posibilidades hay de que al menos parte de estas diferencias pudieran ser debidas a fenómenos con algún significado bioestratigráfico y/o filogenético.

En Sierra Cabrera, la primera asociación importante desde el punto de vista estratigráfico (los ejemplares de la unidad 1 en la colina de los Santos, no serán considerados por su escasez), aparecen representantes de bastantes plexos, aunque en muchos casos desarrollando morfologías peculiares (por ejemplo las formas del plexo de *Sochk.?-Clav.+Duplostella*, o el ejemplar muy abierto de *Ufimia cerezoi*). Como decíamos, la asociación se caracteriza por la coexistencia con formas disepimentadas, principalmente *Rylstonia* y por formas abiertas con tabularios desarrollados.

En el otro afloramiento de la unidad 3 (esto es, el nivel 24 de Cerro Armeña), además de *Rylstonia*, aparecen también dos ejemplares de *Convexiphyllum pilitense* (especie no observada en Sierra Cabrera), así como formas del plexo *Ufimia bradbournense* y también de *Sochkineophyllum? rodriguezi*.

En ninguno de los dos afloramientos aparecen integrantes significativos de los plexos de *Zaphrentites* o de *Cania-Maimonella* (sólo dos ejemplares de *Maimonella variabilis* sin desarrollo amplexoide) que son los más importantes en las asociaciones de la unidad 4.

De este modo existe una mayor relación entre las asociaciones de la unidad 3 y las de la 6, que entre las de la unidad 3 y la 4, o las de la unidad 4 y la 6. Todo ello parece obviamente indicar que las citadas diferencias serían ambientales.

Arguimos en el capítulo de Tafonomía, que el principal factor responsable de esta diferencia es una más alta tasa de sedimentación para la unidad 4, que inhibiría el desarrollo de formas más típicas y variadas, presentes en las otras unidades. Así pues, los conjuntos más o menos semejantes (en cuanto que serían asociaciones con condiciones favorables para el desarrollo de faunas sin disepimentos), serían los de las unidades 3 y 6, y por tanto sería en ellas donde la comparación bioestratigráfica podría dar un mejor resultado.

Entre ambos conjuntos, hay que destacar la ausencia en la unidad 3 de ejemplares de *Cyathaxonia rushiana*, *Saleelasma alta*, *Rotiphyllum rushianum*, *Amplexizaphrentis? hispanica*, y alguna forma del género *Cania*.

Tanto *Cyathaxonia*, como *Rotiphyllum* y *Saleelasma* están representados en La Alameda, aunque con un sólo ejemplar. Su ausencia en la unidad 3, su presencia leve en la 4 y un gran desarrollo en la 6 podrían tener en conjunto un sentido bioestratigráfico.

Sin embargo, el plexo de *Amplexizaphrentis?* sólo se desarrolla en Las Pilitas. En este último caso podemos sostener más claramente la hipótesis de que existe una componente bioestratigráfica en su aparición, más aún con el desarrollo de *Amplexizaphrentis* aff. *zaphrentiformis* en la parte más alta de las Pilitas 2. A pesar de todo, tampoco se puede descartar completamente una explicación paleoambiental.

Esta exígua conclusión es hasta cierto punto esperable, ya que como hemos descrito en otros apartados, las edades obtenidas con otros grupos fósiles indican un intervalo muy escaso de tiempo para la formación de la cuenca y por tanto pocas posibilidades de encontrar una diferenciación bioestratigráfica de valor con cualquier tipo de fósil.

B-2) Discusión filogenética.-

B-2-1) *Introducción.*- Las relaciones filogenéticas inferibles entre los diferentes integrantes de cada plexo no aportan demasiado a lo dicho, aunque sin embargo son interesantes desde otros puntos de vista. Así, los componentes de las asociaciones de la unidad 3, a pesar de aparecer en estratos "más antiguos", no muestran caracteres más primitivos, sino más bien lo contrario, es decir que en muchos casos observamos rasgos o conjuntos de rasgos claramente evolucionados: así sucede con los ejemplares del plexo de *Rotiphyllum*, que pertenecen en su mayoría, a la especie más diferenciada del grupo en esta cuenca, *R. hudsoni*, o con los ejemplares del plexo de *Sochk?.-Clav.?*, que son muy abiertos y en general con desarrollos claramente avanzados dentro del plexo (gran radialidad, gran desarrollo tabular, gran tamaño, gran diferenciación microestructural, etc...).

Las relaciones entre *Zaphrentites* en la unidad 4 y *Ufimia cerezoi* en la unidad 6, podrían ser consideradas biestratigráficas (*Zaphrentites* sería el grupo ancestral de *Ufimia cerezoi*, que sólo se distinguiría por su desarrollo plerofilóide), hipótesis con claros antecedentes bibliográficos (HUDSON, 1944).

Sin embargo, como ya indicamos al exponer ambos grupos, *Zaphrentites* está mucho más cerca de *Sochkineophyllum?.-Claviphyllum?*, que de *Ufimia cerezoi*, en cuyo plexo podemos distinguir, independientemente de *Zaphrentites*, los ejemplares menos diferenciados de aquellos otros con tendencias morfológicas más avanzadas. Por último recordaremos que entre los taxones de la unidad 6, abundan las formas con microestructura lamelar (ver discusión más adelante).

B-2-2) *Propuesta filogenética*. - En general, utilizando los datos y conclusiones de las descripciones taxonómicas, podemos proponer los siguientes grandes grupos en los Santos, más o menos relacionados a un mismo nivel taxonómico que consideramos cercano a nivel familiar:

B-2-2-1) Grupo de *Cyathaxonia (disposición básica radial, septos menores contratingentes y tipo septal continuo en *jet d'au*):

- Plexo de *C. cornu-rushiana*. Con columnilla axial. Caracterizado por la dualidad entre el tamaño (grande o pequeño) y el porcentaje de microestructura lamelar observado. Unidad 6 (un par de ejemplares en la unidad 4).

B-2-2-2) Grupo de *Cania (disposición básica antipinnada y tipo septal continuo, principalmente en *jet d'au*). - Unidad 4 y algunos ejemplares en la unidad 6.

B-2-2-3) Grupo de *Maimonella (grupo intermedio entre *Cania* y *Rylstonia*): disposición básica antipinnada-radial, tipo septal de mesoplasma abierto en rombos y estereoplasma variable, de lamelar a intermedio. Unidad 4 (y cinco ejemplares peculiares en la unidad 1).

B-2-2-4) Grupo de *Rylstonia-Convexiphyllum (disposición básica fascicular, tipo septal intermedio):

4-1) Plexo de *Rylstonia*, desarrollo conspicuo de una zona axial independiente y marginario con posibilidad de disepimentos. Unidad 3 (un par de ejemplares en la 6).

4-2) Plexo de *Convexiphyllum*, no llegan a desarrollar columnilla axial independiente ni disepimentos, pero la zona axial se independiza en los últimos estadios de crecimiento de las formas adultas. Unidad 6 (un par de ejemplares de desarrollo anómalo en la unidad 3).

B-2-2-5) Grupo de *Zaphrentites (disposición básica pinnada, tipo septal tripartito):

5-1) Plexo de *Sochk.?-Clav.?* en relación con *Zaphrentites* spp. (grupo ancestral) y *Duplostella* (rama paralela). En ambos casos existe una doble evolución en los mesoplasmas, o bien estos se abren aserradamente (grupo de *Sochk.? rodriguezi* y parte de *Duplostella*) o bien permanecen cerrados como LMN más o menos regulares (grupo de *Clav.? sandoi* y parte de *Duplostella*).

Zaphrentites en la unidad 4 (algunos ejemplares en la unidad 6). *Soschkineophyllum? rodriguezi-Claviphyllum? sandoi*, presentes en las tres unidades, pero en la unidad 3 con morfologías más diferenciadas. *Duplostella fedorowskii*, poco representada, sólo algún ejemplar en la unidad 3 y en la 6.

5-2) Plexo de *Saleelasma*; en principio sería un grupo aislado debido a la estructura de su muralla y sus septos menores. Si quitamos un poco de importancia a ambos rasgos el grupo está en relación directa con *Zaphrentites*. Unidad 6 y 1 ejemplar en la unidad 4.

5-3) Plexo de *Rotiphyllum* y todas las variantes observadas. En este grupo se desarrollan caracteres en relación con las bases septales y la simetría general del aparato septal donde se conoce en general una gran radialidad. *R. rushianum*, prácticamente restringido a la unidad 6; *R. hudsoni* en la unidad 3 y en la 5. *R. costatum*, muy escaso, sólo dos ejemplares en la unidad 6.

5-4) Plexo de *Ufimia*. Presenta dos ramas de desarrollo paralelo, el grupo de *U. cerezoi* pinnado y más lamelar y el grupo de *U. bradbournese*, antipinnado y con tendencia a ser algo más fibronormal. *Ufimia cerezoi*, muy desarrollada en la unidad 6 (aparición esporádica en la 3 y la 4). *U. bradbournense*, nunca abundante, pero presente en la unidad 3 y en la 6.

5-5) Plexo de *Amplexizaphrentis*. El gran desarrollo de diedros lamelares y de murallas gruesas y peculiares, hace que este grupo de geometría pinnada se diferencie de los demás. Sólo presente en la unidad 6.

B-2-2-6) Grupo de *Pentaphyllum, disposición básica pentafileoide, septos totalmente fibronormales.

6-1) Plexo de *Pentaphyllum expansum*, caracterizado por un desarrollo considerable del

septo antípoda y apertura axial en las fases adultas. Abundante en la unidad 6 y de presencia esporádica en la unidad 3 y en la 4.

Además de estos grupos principales hay cierto número de formas, aquellas que hemos tratado en el epígrafe de la taxonomía denominado "*Miscelánea*", que no entran en los mismos pero que son numéricamente poco representativos y de relaciones inciertas y por tanto no los hemos incluido en la discusión.

C)* Asociaciones de Guadiato: Sierra de la Estrella y el Couce.-

Las asociaciones de la Sierra de la Estrella, que conforman el núcleo de los afloramientos estudiados en toda la región de Guadiato, presentan una problemática similar a la estudiada en los Santos: las asociaciones aparecen en cortes que representan periodos de tiempo cortos (como mucho una sola zona de foraminíferos).

El conjunto del nivel 10 está caracterizado por un alto porcentaje de formas pertenecientes al plexo de *Rylstonia*. Además se registra numerosos rotifilidos, entre los que destaca una especie pequeña y con apertura axial, escasa en otros niveles (*R. trochophylloides*) y miembros del plexo de *Cania*, con desarrollo de fijaciones al sustrato y morfología adulta pinnada (*Cania pinnatum*). Las formas con desarrollo de fijaciones se interpretan como habitantes de fondos en los que había cierta energía.

Estas relaciones se mantienen más o menos, en los niveles 12, 13 y 15, aunque con el descenso en el porcentaje de *Rylstonia* y *R. trochophylloides* y el aumento de los ejemplares de *Ufimia* y *Sochkineophyllum*?

En el nivel 14', las especies que aparecen son peculiares, mostrando la capacidad de adaptarse a un fondo oolítico (sólo hay ejemplares de tres grupos, *C. pinnatum*, *Ufimia* cf. *cerezoi* y unos cuantos rotifilidos).

En el conjunto de 14", sobre todo aparecen integrantes de *Cyathaxonia rushiana* forma fibrosa y algún rotifilido peculiar.

En el nivel 18 aparece una asociación mucho más variada, aunque con la pérdida de las formas características de los niveles anteriores, principalmente ejemplares del plexo de *Rylstonia*, de *Cania pinnatum* y rotifilidos de tipo *R. trochophylloides*. En su lugar hay gran desarrollo de *Pentaphyllum expansum*, *Cania simplex*, varios tipos de rotifilidos (principalmente *R. rushianum*), etc...

Además de lo visto desataca en todo el conjunto, la continuidad de varios grupos con un porcentaje más o menos constante en todos los niveles margosos: *Cyathaxonia* spp., *Sochkineophyllum? rodriguezi* (menos la forma gigante casi única del nivel 18) y *Duplostella fedorowskii*. Grupos que por tanto, no hacen distinción entre las asociaciones.

Resumiendo diremos, que la desaparición más o menos gradual de *Rylstonia*, *Cania pinnatum* y *R. trochophylloides* es considerado el dato más significativo y parece indicar un cambio paleoambiental, al menos entre las asociaciones de los niveles 10 al 15 y la asociación del nivel 18.

Esto se ve por ejemplo al considerar *R. trochophylloides* o *Cania pinnatum*, pues ambas especies conforman tendencias más avanzadas morfológicamente que las de sus representantes en niveles estratigráficos superiores, que resultan más primitivos (comparar por ejemplo *R. trochophylloides* con *R. rushianum*).

Este cambio se ha interpretado como un aumento en la turbidez del medio y/o en la profundidad. A favor de la hipótesis de un ambiente más turbio tenemos una menor incidencia de la microperforación y rellenos más lutíticos. A favor de la hipótesis de una mayor profundidad, tenemos el descenso brusco en el porcentaje de *Rylstonia* y la desaparición de

formas con fijaciones al sustrato (menor energía), así como una mayor variabilidad.

En nuestra opinión, la solución es una mezcla entre las dos anteriores, es decir un aumento moderado en la profundidad, que propiciaría un medio más tranquilo y favorable y por otro lado un mayor aporte lutítico, aunque seguramente con una tasa de sedimentación no demasiado alta, ya que no se observan formas amplexoides.

La única aparición que podría tener un valor claramente bioestratigráfico es el de la forma gigante de *Sochkineophyllum? rodriguezi*. Otros casos de posible diferenciación estratigráfica, son las formas anómalas relacionadas con el plexo de *Cania*, que aparecen en niveles superiores al 18, aunque su escasez nos impide hacer aseveraciones mejor contrastadas.

En el Couce, la asociación está dominada por *Cyathaxonia rushiana* en su variedad lamelar, más cercana a las formas lamelares de las Pilitas que a las formas fibrosas de la Sierra de la Estrella. Además aparecen otros grupos como *Rotiphyllum rushianum*, *Rylstonia* y algún ejemplar de *Cania pinnatum*. Esta última forma, típicamente desarrollada en los niveles inferiores de la Sierra de la Estrella, contrasta con el desarrollo de *R. rushianum*, típico en el nivel 18, dando como resultado un conjunto sin una clara correlación con ninguna de las asociaciones citadas. Esto puede deberse a que la asociación está compuesta por ejemplares de distintos medios, idea que concuerda, con el alto grado de remoción observado y con el tipo de sedimento, indicativo de una mayor energía (ver capítulo de tafonomía).

D)*Comparación entre la Sierra de la Estrella y los Santos.-

La comparación entre estas asociaciones y las de los Santos, pasa primero por una caracterización general, para después entrar en el detalle de la comparación.

Lo primero que resalta entre ambos conjuntos, es que a pesar de que corresponden a un intervalo temporal muy estrecho y casi equivalente, se pueden observar claras diferencias. Respecto a estas diferencias procederemos comentando grupo por grupo, utilizando los definidos en el apartado anterior:

D-1) Grupo de *Cyathaxonia*. Las diferencias son notables. En la Sierra de la Estrella-Couce los valores son claramente mayores tanto en abundancia como en variabilidad. Esto afecta a una gran cantidad de ejemplares pertenecientes a *C. cornu* que prácticamente no se observan en los Santos (2 ejemplares), y también al grupo de *C. rushiana* en la Sierra de la Estrella, donde se observa una gran variabilidad no conocida en los Santos, así como una sustitución de la forma lamelar (que ya sólo se observa en el Couce) por un tipo muy parecido de *C. rushiana*, pero de microestructura fibrosa.

Esta mayor abundancia y variedad de formas, podría explicar que *Cyathaxonia* no muestre restricciones ambientales en la Sierra de la Estrella, pues constituiría un grupo muy bien establecido y capaz de desarrollarse en diferentes medios. Sin embargo en los Santos, el hecho de que su presencia esté restringida casi únicamente a la unidad 6, parece significar que la entrada del género en la cuenca fue tardía y/o limitada genéticamente, capaz sólo de desarrollarse en un ambiente determinado.

La aparición de formas lamelares similares en el Couce, que están ausentes en la Sierra de la Estrella, podría indicar o bien que el Couce es bioestratigráficamente equivalente a las Pilitas o bien que la variedad lamelar es una variedad ambiental.

D-2) Grupo de *Cania*.- El género se desarrolla también en la Sierra de la Estrella, pero tiene unas características y desarrollos marcadamente diferentes con respecto a las formas descritas en los Santos, expresándose su único parecido, a nivel de algún espécimen de *Cania simplex* y algún otro de *Cania pseudoheterophyllia*, estando por tanto ausentes las formas amplexoides.

D-3) **Grupo de *Maimonella*.**- Este género es muy escaso y poco característico en la Sierra de la Estrella, quizás por el escaso desarrollo de taxones con posibilidad de un desarrollo amplexoide.

D-4) **Grupo de *Rylstonia-Convexiphyllum*.**- El plexo de *Rylstonia* alcanza un gran desarrollo con la aparición de una considerable variabilidad en la Sierra de la Estrella. Gran variabilidad que puede ser observada también en los ejemplares de los Santos, aunque aquí son más corrientes las formas lamelares.

El plexo de *Convexiphyllum* está poco desarrollado en la Sierra de la Estrella. Los escasos ejemplares asignados a este género tienen morfologías heterogéneas y no demasiado cercanas a *Convexiphyllum pilitense*. Los dos ejemplares de la Caridad, en la banda central, corresponden a una especie bien definida, que hemos relacionado también con el género, pero que desarrolla una microestructura muy avanzada. Esta especie y su evolución microestructural, puede ser considerada como de valor bioestratigráfico.

D-5) **Grupo de *Zaphrentites*.**- La abundancia de este grupo en la Sierra de la Estrella es menor que en los Santos, aunque en general aparecen todos los grupos citados allí.

-En el plexo de *Sochk.?-Clav.?* el desarrollo de *Zaphrentites* es muy bajo en la Sierra de la Estrella, con sólo algunos ejemplares aparecidos en el nivel 18. El desarrollo de *Soschkineophyllum? rodriguezi* es moderado, aunque destaca la aparición de la variedad gigante hacia el nivel 18, totalmente ausente en los Santos. El desarrollo de *Claviphyllum? sandoi*, es sin embargo claramente más bajo. En cuanto a *Duplostella fedorowskii*, realmente es en la Sierra de la Estrella donde llega a alcanzar un gran desarrollo, estando ausente en el Couce y con sólo tres ejemplares en los Santos (dos en Las Pilitas y uno en Sierra Cabrera).

-En el plexo de *Saleelasma* existe una gran pobreza de formas en la Sierra de la Estrella, con sólo tres ejemplares claramente correlacionables con las morfologías de los Santos. Este taxón está también ausente en el Couce.

-En el plexo de *Rotiphyllum* observamos una variabilidad y riqueza mucho mayor en la Sierra de la Estrella que en los Santos, existiendo quizás una correlación a nivel de los rotifilidos de las Pilitas y los observados en el nivel 18, principalmente en lo referente a *Rotiphyllum* aff. *rushianum*. Los rotifilidos del Couce pertenecen también a esta especie.

-En el plexo de *Ufimia*, destaca una mayor variabilidad y abundancia en el grupo de *U. bradbournensis* en la Sierra de la Estrella (principalmente hacia el nivel 18). En los Santos sin embargo la mayor variabilidad y abundancia corresponde a *U. cerezoi* en la unidad 6. A pesar de esto, es más frecuente la aparición de *U. bradbournensis* en los Santos, que la aparición de *U. cerezoi*, en la Sierra de la Estrella.

-En el plexo de *Amplexizaphrentis* sólo encontramos dos ejemplares en la Sierra de la Estrella, lo que indica un desarrollo realmente pobre de esta forma, que también está ausente en el Couce.

D-6) **Grupo de *Pentaphyllum*.**- En la Sierra de la Estrella existe un gran desarrollo de este plexo, principalmente en el nivel 18, aunque está presente desde el nivel 10 hasta el 24 y también en el Couce. En los Santos existe también un importante desarrollo del grupo en la unidad 6, aunque formas de *Pentaphyllum* están presentes ya desde la unidad 3.

E) ***Correlaciones.**-

Las descripciones realizadas nos permiten intentar una propuesta informal de modelización en cuanto a la génesis de asociaciones paleoecológicamente diferentes; esta propuesta tendrá una incidencia directa en la interpretación de las posibles correlaciones observadas:

Las condiciones favorables para una asociación de formas solitarias sin diseipimentos, deben ser a la vez limitantes para otros tipos de corales rugosos. Esto implica dos factores: profundidad y turbidez. Los medios de sedimentación turbios a cualquier profundidad, debieron restringir el desarrollo de formas con diseipimentos, permitiendo a la vez el desarrollo de asociaciones sin diseipimentos en las zonas someras de los mismos. Sin embargo, estas asociaciones a su vez tienen que estar adaptadas a las condiciones de mayor energía de dichos medios y por tanto serán asociaciones peculiares, en general constituidas por escasas formas especialmente derivadas. Las asociaciones con mayor variedad y mayor número de formas primitivas, se seguirían desarrollando en medios menos someros e igualmente turbios.

Un corolario a esta hipótesis es que la correlación bioestratigráfica, debe intentar realizarse utilizando asociaciones desarrolladas en condiciones propicias, ya que las asociaciones que podríamos denominar "especializadas" tenderán a ser diferentes en cada conjunto y a mostrar un alto grado de endemismo. Las diferencias dependerán de las peculiaridades de los medios a los que han de adaptarse y por otro lado a las posibilidades genéticas de las asociaciones de ambientes propicios cercanas en el espacio y en el tiempo.

Un buen ejemplo lo constituyen las asociaciones de los niveles 10 al 14' en la Sierra de la Estrella, o la asociación de la Alameda en la cuenca de los Santos, todas ellas marcadas por el desarrollo en ambientes restrictivos, con las que resulta difícil establecer correlaciones.

Así, la asociación de La Alameda no tiene comparación con ninguna de las observadas en la Sierra de la Estrella, quizás debido a que en éstas no se produce en ningún caso condiciones de sedimentación parecidas, que provoquen el desarrollo de formas amplexoides adaptadas a una alta tasa de sedimentación.

Un caso intermedio lo constituyen las asociaciones de la unidad 3 en los Santos y las de los niveles 10 al 15 en la Sierra de la Estrella. En ambos casos hay un gran número de formas del plexo de *Rylstonia*, con el desarrollo de una variabilidad equiparable. Sin embargo, por lo demás la correlación es baja. Esto sería debido a que en ambos casos los ambientes ocupados son en realidad poco adecuados (algo más en los Santos) y las formas que aparecen allí, corresponden a los tipos especializados que postulábamos antes, en general más derivados y por tanto peculiares de cada asociación. Así, la posible correlación entre estas asociaciones se establecería únicamente respecto a los taxones no especializados de estos medios, que en este caso es precisamente el plexo *Rylstonia*, grupo cuya variación sí resulta equiparable.

Así pues, siguiendo la hipótesis inicial, parece que quizás la correlación entre las Pilitas y el nivel 18 de la Sierra de la Estrella debería dar una mejor comparación bioestratigráfica y paleobiogeográfica entre la cuenca de los Santos y los afloramientos de la Sierra de la Estrella-el Couce, pues al contrario que los casos anteriores, ambas han sido interpretadas como asociaciones bien desarrolladas y de ambientes favorables.

A nivel de género la correlación es máxima, ya que en ambos conjuntos se desarrollan los mismos grupos genéricos. Sin embargo, si atendemos a la composición específica, la correlación es más moderada, con 14 especies en común, que supone alrededor de un 61% para la asociación del nivel 18 de la Sierra de la Estrella (donde la cantidad de especies es mayor a pesar de que el número de ejemplares es claramente menor¹), siendo sin embargo un 70% en las Pilitas, donde la variabilidad es inferior.

Estas distinciones se agudizan aún más si consideramos las diferencias en los porcentajes en los taxones comunes:

¹ Esto redunda en un elevado número de taxones formados por pocos individuos y que han tenido que ser dejados en nomenclatura abierta.

Las distribuciones de porcentajes dan resultados alejados, de modo que en SSE/18 casi no se desarrollan taxones importantes en las Pilitas, como *Cyathaxonia rushiana* (var. lamelar), *Saleelasma alta*, *Claviphyllum? sandoi*, *Amplexizaphrentis? hispanica* y *Ufimia cerezoi*. Sin embargo en la unidad 6 de los Santos, los taxones que prácticamente no se desarrollan son *Duplostella fedorowskii* y *Ufimia bradbournense*.

Así, si eliminamos estos taxones de escaso desarrollo en ambos afloramientos, el número de especies comunes bien desarrolladas no llega ni tan siquiera a la mitad (sólo 5 especies), aunque entre ellos se encuentran algunos grupos importantes y de los más numerosos dentro de cada conjunto (principalmente *Rotiphyllum rushianum*, *Pentaphyllum expansum*, y *Sochk.? rodriguezi*).

Por último queda señalar otro aspecto también importante. Las tendencias de variación observadas en los Santos no se parecen a las tendencias observadas en la Sierra de la Estrella. Esto es claro para grupos como *Cania*, e incluso en el caso de *Sochk.? rodriguezi* en donde vemos aparecer un morfotipo gigante de desarrollo, tendencia de la que no se observa nada en los Santos a pesar de que este grupo esté representado en todas las asociaciones. Pero el caso más evidente es una vez más el plexo de *Cyathaxonia*, que en la Sierra de la Estrella muestra una versatilidad y una variación morfológica extrema, no reconocida en ninguna asociación de los Santos.

Respecto al Couce podemos decir que el número de ejemplares así como el de taxones es mucho menor que en el caso anterior. La predominancia de la forma lamelar de *Cyathaxonia rushiana* que ya hemos comentado en otros epígrafes, relaciona de algún modo este afloramiento con el de las Pilitas. El resto de los taxones importantes está incluido entre los taxones comunes y bien representados, excepto la ausencia de *Soschk.? rodriguezi* y la aparición de algunos ejemplares de *Cania pinnatum*.

Concluyendo podríamos decir que:

- La correlación a nivel de género, tanto respecto a los grupos clásicamente distinguidos en otras localidades de la misma edad (*Ufimia*, *Zaphrentes*, etc...) como para los taxones de nueva definición, es máxima, ya que aparecen todos los plexos en ambos casos.

- La correlación a nivel específico es menor, pero aún considerable (entre el 60-70% de los taxones compartido).

- Sin embargo la distribución de las frecuencias de dichas especies y las diferencias en la variabilidad dentro de cada grupo, indican separaciones notables², que podrían tener un explicación paleobiogeográfica y/o biestratigráfica, además de los factores paleoecológicos considerados.

F) * Hipótesis para explicar las correlaciones observadas.

Son numerosas las observaciones sobre el significado filogenético de un proceso que se ha llamado fibrización (LAFUSTE & PLUSQUELLEC, 1990, SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1974), en el que taxones morfológicamente equivalentes evolucionan desde grupos más lamelares hacia grupos completamente fibrosos.

El caso que nos resulta más detallado y que además está basado en corales rugosos, es el estudio microestructural realizado sobre dos especies de *Siphonodendron* de edades diferentes por SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1984. Este estudio indica una misma estructuración y desarrollos

²Una mayor cantidad de datos y el estudio de nuevas asociaciones y afloramientos en el futuro, podrían permitir la descripción de criterios morfogenéticos más precisos con los que dividir la amplia variabilidad de muchas de las especies comunes y aclarar así, de una manera taxonómicamente más correcta las distinciones de las que venimos hablando.

morfológicos similares, que en el caso de *S. martini* (formas del Viseense inferior hasta la parte inferior del Viseense superior de Argelia) está construido a partir de una microestructura de importante componente lamelar, mientras que *Siphonodendron* sp. cf. *S. dutroi* (formas del Namuriense, E2, de Argelia) es totalmente fibroso.

En este trabajo se habla, aunque someramente, de la microestructura de otras doce formas de corales de este mismo grupo, de diferentes localidades y edades. Respecto a *Siphonodendron* las observaciones indican que los diferentes grupos, hasta la parte inferior del Viseense superior, son preferentemente lamelares y que desde esta edad parece producirse una rápida evolución hacia formas completamente fibrosas, que se generalizan en el Namuriense. Así pues el Viseense superior se caracterizaría por ser una época de cambio microestructural o de fibrización generalizada, con abundantes casos en los que observaríamos microestructuras intermedias entre los términos lamelar y fibroso o coexistencia de formas con tipos diferentes dentro de un mismo plexo de variación.

Esta hipótesis parece estar asentada en una muestra suficientemente representativa y por tanto, resulta muy atractiva, ya que nuestras asociaciones, en las que se observa algo similar a la fibrización, pertenecen precisamente al intervalo de tiempo en el que se produciría el cambio microestructural en las formas de litostrotiónidos estudiadas, es decir, la mitad inferior del Viseense superior. Sin embargo existe un problema respecto a los datos de comparación presentados por SEMENOFF TIAN-CHANSKY, pues éstos son sólo tentativos y el mismo autor se refiere a un futuro trabajo más detallado sobre el asunto, trabajo que no ha sido aún publicado.

La fibrización observada en nuestros conjuntos, indica que las mismas morfologías son más fibrosas en la Sierra de la Estrella que en sus equivalentes en la cuenca de los Santos. De ser cierta la hipótesis de SEMENOFF TIAN-CHANSKY, esto implicaría que las asociaciones de la Sierra de la Estrella deben ser consideradas más modernas. Esta interpretación resulta realmente llamativa para casos como las variedades lamelar y fibrosa de *Cyathaxonia rushiana*, ya que estamos observando las mismas disposiciones morfológicas consideradas como rasgos derivados (por ejemplo los capuchones axiales idénticos en ambos grupos), contruidos respectivamente por tejido lamelar o por tejido fibroso.

En general la fibrización se observa en todos los plexos de la Sierra de la Estrella, aunque normalmente lo que vemos es una gran profusión de microestructuras intermedias así como la coexistencia de términos opuestos. Un ejemplo muy notable es la variabilidad microestructural observada en el plexo de *Rylstonia* presente en todos los niveles de la Sierra de la Estrella (ver cuadro de variabilidad de este taxón).

Esta mezcla de términos microestructurales dentro del mismo plexo también concuerda con la gran variedad de formas observada en la Sierra de la Estrella (más aún teniendo en cuenta que el número de ejemplares estudiado es claramente más bajo que en los Santos). De hecho en este afloramiento podemos observar casos de variabilidad como los detectados en el plexo de *Cyathaxonia*, en donde aparecen ejemplares con morfologías claramente dispares, que se salen de un esquema central, a modo de experimentos morfológicos.

Considerada así, esta hipótesis obligaría a interpretar el afloramiento del Couce como algo más antiguo que las asociaciones de la Sierra de la Estrella y más o menos coincidente con las asociaciones de la unidad 6, en los Santos.

Sin embargo esta hipotética diferencia en edades falla en varios aspectos:

-No disponemos de momento de ningún otro dato biestratigráfico que nos indique la más ligera diferencia entre ambos conjuntos de afloramientos. Esta observación es desde luego muy importante, pues sería realmente curioso que el grupo fósil de características paleoecológicas menos apropiadas, registrara un posible cambio no observado en conjuntos de valor

bioestratigráfico contrastado (foraminíferos, algas, otros corales, etc...).

-Las tendencias de cambio observadas en los plexos morfológicos de los Santos, no tienen continuidad en las tendencias de cambio observadas en la Sierra de la Estrella, algo que sería de esperar si fueran correlativas en el tiempo. Así, casos como los citados entre las formas lamelares y fibrosas de *C. rushiana*, sólo son una parte de la variabilidad general observada en el grupo.

-Por último, como hemos visto en apartados anteriores, las diferencias en la composición faunística de nuestros afloramientos indican distinciones ambientales entre ellos, que a su vez también podrían ser en parte responsables de la fibrización.

Si ambos terrenos fueron coetáneos y dada su cercanía geográfica, podríamos también argumentar que las diferencias generales observadas (no aquellas claramente paleoambientales) serían debidas a la existencia de una barrera paleobiogeográfica entre ambos conjuntos y que quizás las regiones de procedencia de los taxones que colonizaron ambos terrenos no fueron las mismas, aunque en conjunto pertenecieran a una misma provincia de orden mayor.

Esta interpretación es concordante con algunos de los datos e interpretaciones geotectónicas que expusimos en el capítulo de Introducción Geológica. Entre las bandas tectónicas paralelas de dirección noroeste-sureste en las que se hallan situados ambos terrenos, se desarrollan otras dos bandas, que al menos parcialmente podrían haber funcionado como barreras continentales. Como ya explicamos en el capítulo correspondiente, el detalle y las relaciones entre los diferentes bloques aún no ha sido descrito y seguramente habrá de pasar cierto tiempo, hasta que se realicen detallados estudios bioestratigráficos en los diferentes retazos carboníferos, con los que poder reconstruir las verdaderas relaciones entre unos y otros.

Esta hipótesis explicaría muy bien las diferencias observadas a nivel de especie, pero no da una explicación satisfactoria del proceso de fibrización.

Si la fibrización fuera un fenómeno paleoambiental en el que las asociaciones de mayor profundidad y/o turbidez produjeran microestructuras más lamelares debido por ejemplo a unas condiciones de crecimiento más lentas y oscuras (ver modelo de esqueletogénesis), deberíamos observar su efecto al comparar las asociaciones de una misma cuenca:

-En los Santos es difícil establecer esta comparación, ya que los plexos más representativos de unas unidades lo son poco en las de otras y decir que las microestructuras lamelares son más abundantes en las Pilitas no resulta significativo, ya que no se expresa a través de taxones comunes.

-A pesar de que en el Couce abundan las formas lamelares (*Cyathaxonia*) no podemos deducir cuál es el medio en el que se desarrollaron, ya que probablemente la mayoría de los restos son resedimentados y/o reelaborados.

-En la Sierra de la Estrella, las formas lamelares de los diferentes plexos, con ser en general escasas, resultan más comunes en los ejemplares de los niveles inferiores, que por otro lado han sido interpretados como de ambientes más someros. Esto resultaría incoherente con la hipótesis de partida pues las formas más lamelares tendrían que encontrarse en los niveles superiores, con una mayor turbidez y/o profundidad. Este parece un buen argumento para pensar más bien en causas bioestratigráficas que paleoambientales, sin embargo, consideramos que de momento es una evidencia demasiado exigua como para decantarse, máxime cuando las formas lamelares son escasas en general en dichos conjuntos.

De hecho, pudiera ser también que la causa realmente fuera ambiental, pero a mayor escala. Así pues los paleoambientes de los Santos, ya sean someros o más profundos, resultarían más turbios e inestables que sus equivalentes en la Sierra de la Estrella (los ejemplares más

lamelares del Couce provendrían de una zona de sedimentación tan turbia como la unidad 6 en los Santos, de la que no tenemos registro). Esto podría explicar que para una misma edad, grupos comunes fueran más lamelares en un sitio que en otro. Esta hipótesis concuerda con las diferencias globales observadas en los rellenos caliculares de ambos conjuntos (ver tafonomía).

G) ***Correlaciones con conjuntos fósiles de estas edades en otras cuencas.-**

En cada una de las discusiones de los grupos taxonómicos, hemos incluido una detallada comparación con otras especies descritas en la literatura. Intentaremos resumir los datos más significativos de estas discusiones y sacar finalmente algunas ideas globales sobre nuestras posibilidades de correlación. Procederemos de acuerdo con el orden de los géneros utilizado en la exposición taxonómica.

G-1) ***Cyathaxonia* MICHELIN, 1874.-**

La correlación en este grupo se hace respecto a *Cyathaxonia rushiana* ya que a *C. cornu* se le supone un rango estratigráfico mucho más amplio. Respecto a los nuevos criterios que proponemos en esta Tesis para la distinción dentro de este plexo, no hemos encontrado ningún tipo de información o dato bibliográfico, por tanto dicha distinción aún debe ser contrastada con el material original.

C. rushiana es una especie descrita solamente en el Viseense superior, bastante común tanto en las Islas Británicas (VAUGHAN, 1906; CARRUTHERS, 1913) como en Bélgica (POTY, 1981). Formas similares han sido descritas y figuradas para el Viseense superior de Kazakhstan (BYKOVA, 1966) y en el Viseense superior del Norte de Australia (WEBB, 1990), habiendo sido nombrada también como componente de las faunas Norteafricanas del Viseense superior (MENCHIKOFF & HSÜ, 1935), estando sin embargo ausente en America del Norte (SANDO, 1977).

Todo ello parece indicar que esta especie llegó a ser casi cosmopolita (menos en América del Norte) en esta época y por tanto su identificación resulta un dato valioso bioestratigráficamente. Sin embargo la importancia de la variabilidad descrita por nosotros para *C. rushiana*, importante quizás a un nivel bioestratigráfico más fino, no puede ser calibrada debido a que no se han realizado observaciones similares en otras poblaciones.

G-2) ***Cania* gen. nov.-**

Para el material que aquí hemos incluido en este género nuevo, la relación bibliográfica más evidente es con la especie *Caninia heterophyllia* HUDSON, 1943c, del Viseense inferior de Yorkshire.

Una vez más nos enfrentamos a un posible caso de falta de estudio de formas similares en otras cuencas cercanas más que a un verdadero endemismo de las formas descritas. Muchas de estas formas pueden estar en los museos también dentro de la denominación de *Zaphrentoides* o bien dentro de los plexos de variación de formas asignadas al género *Caninia*, clasificadas como fases "*dumonti*" o "*vermicularis*" (ver.CARRUTHERS, 1908).

G-3) ***Maimonella* gen. nov.-**

Muchas de las formas del Carbonífero inferior clasificadas como *Amplexus* (y quizás también dentro de los plexos de variación de *Caninia* en las formas sin disepimentos), podrían entrar en este género que proponemos. Una vez más, hasta que no se revisen dichas clasificaciones, no se pueden establecer correlaciones válidas, que sin duda deben existir.

G-4) ***Convexiphyllum* gen. nov.-**

La única referencia bibliográfica conocida de formas similares, la constituyen los dos ejemplares incluidos en la sinonimia del género. Éstos son el holotipo y un paratipo (ejemplares BMNH R.30615 y 44018 respectivamente) de la especie *Zaphrentoides* (*Zaphrentoides*)

neogriffithi, EASTON, 1975, ambos procedentes del Viseense medio de Forest Farm (una localidad de Swinscoe cerca de Derby). Aunque dichos ejemplares están relacionados con nuestras formas, no son co-específicos, por tanto el grupo descrito en esta Tesis debería ser considerado endémico de la región de Ossa Morena. Sin embargo, como puede deducirse de la discusión expuesta para el género *Cania*, es necesario revisar todas aquellas formas clasificadas bajo el género *Zaphrentoides*. Este género ha debido ser bastante utilizado y como se desprende de las mismas palabras de EASTON, 1975, las colecciones de los museos (al menos de los museos ingleses) quizás tengan muchos conjuntos bajo esta denominación sin tan siquiera haber sido cortados.

G-5) *Rylstonia* HUDSON & PLATT, 1927.-

Rylstonia es un género más citado en el Tournaisiense superior-Viseense inferior de Europa y el Norte de Africa, que en el Viseense superior, donde sólo ha sido citado con cierta importancia en la Islas Británicas. Esta restricción del género no debe ser considerada definitiva, ya que, aunque no hemos encontrado citas de *Rylstonia* en otras regiones y edades, ciertamente existen formas al menos equivalentes que deberían ser revisadas (por ejemplo *Sinophyllum* GRABAU, 1928, en el Viseense de China, utilizado también por POTY, 1981, en el Tournaisiense superior de Bélgica). Grupos similares de las que también se debería revisar su relación con *Rylstonia* son todas aquellas formas de tipo lofofílido, descritas en el Carbonífero inferior de todo el mundo.

En la discusión realizada para las distintas formas de *Rylstonia* se hizo especial hincapié en la necesidad de una revisión de la microestructura de muchas de las especies comparables con nuestros ejemplares. Lo que en nuestros afloramientos podría ser tomado como una serie de variación continua resulta referirse a una cierta cantidad de morfotipos que han servido en diferentes casos para la definición de especies.

La correlación más fiable es con la especie *R. benecompecta* forma exclusiva del Viseense superior, descrita en la Islas Británicas (HUDSON & PLATT, 1927). Un ejemplar fibroso del Viseense superior de la región Norteafricana fue clasificado también como afín a esta especie por SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, 1974. Aparte de estas dos citas, no existen más referencias de *R. benecompecta* en la bibliografía.

En cuanto a *R. densa*, la especie más cercana sería *R. stirtonensis* HUDSON, 1943a, también de las Islas Británicas, pero esta vez más baja estratigráficamente (Viseense inferior). Desde un punto de vista puramente morfológico, los intervalos de variación observados muestran algunas diferencias importantes. Esto unido a la falta de datos microestructurales en la especie inglesa, nos han llevado a definir una especie nueva con una correlación que sólo se expresa a nivel de nuestros propios afloramientos.

R. ? ambigua, como indicábamos en la exposición de este grupo, puede ser descrita como parte de la variabilidad del grupo principal de *Rylstonia*, aunque en este caso no llega a desarrollarse columna axial. Aceptar esta situación equivaldría a cambiar la definición del género y de momento nosotros hemos optado por una solución abierta. En cualquier caso resulta claro que en los pocos casos de formas de *Rylstonia* de esta edad, no se observan o no han sido reconocidas estas posibilidades de variación en el plexo.

Esta circunstancia hace que, como en el caso de *R. densa*, debemos considerar posible que dicha variabilidad sea una característica propia del género en Ossa Morena y por tanto un rasgo de endemismo.

A pesar de todo también hay que volver a incidir en el hecho de que el estado de estudio del grupo sólo nos parece preliminar y que es realmente probable que aparezcan otras poblaciones en la región que maten la conclusión.

G-6) **Zaphrentites** HUDSON, 1941.-

Las formas aquí incluidas dentro de este género, son consideradas formas "indiferenciadas". Esto significa que constituyen parte de un plexo de variación mayor, que nosotros hemos centrado en el grupo de *Soschkineophyllum?*-*Claviphyllum?*.

Una hipotética correlación con las pautas de variación detalladamente expuestas para este género en el Carbonífero inferior de Escocia (CARRUTHERS, 1910, HUDSON, 1941), haría necesaria la existencia de un porcentaje igualado de *Z. constricta* y *Z. disjuncta*, así como la escasez o ausencia de *Z. parallela* y *Z. delanuoiei*.

Nuestro estudio revela por el contrario, que dentro de los conceptos morfológicos definidos por CARRUTHERS, 1910, nuestros ejemplares se corresponden más a un estado centrado en *Z. parallela* con bastantes términos de tipo *Z. delanuoiei*, destacando el menor porcentaje de *Z. constricta*, así como la ausencia de *Z. disjuncta*.

También revela nuestro estudio, y esto es quizás más importante, que la variación tomada en estos términos, no describe realmente las direcciones de cambio que parecen observarse. Dichas direcciones más bien indican que la variación se dirige hacia el citado grupo de *Soschk.?*-*Clav.?*.

En nuestra opinión, formas indiferenciadas como éstas no deben ser consideradas en términos bioestratigráficos si no es en relación con su grupo derivado. Esto resulta ser una lástima, ya que coinciden con uno de los grupos de corales sin disepimientos mejor estudiados en el Carbonífero inferior.

G-7) Plexo de *Sochkineophyllum?*-*Claviphyllum?*.-

Este grupo de ejemplares, cuyo estudio en el futuro puede dar lugar a sendos géneros nuevos, tiene algunas fuentes bibliográficas de correlación, principalmente en lo que se refiere a *Sochkineophyllum? rodriguezi*. Existen al menos dos citas en las que se mencionan formas del Carbonífero inferior cercanas a las nuestras. La más antigua la podemos encontrar en un comentario marginal dentro de un trabajo sobre otro grupo (*Ufimia bradbournensis*), esto es, en HUDSON, 1942b. Este material de tipo *Sochkineophyllum* proviene de la parte alta del Viseense medio en North Strafordshire (Inglaterra). Otra cita de material similar, podemos encontrarla en SCHINDEWOLF, 1942, respecto a un ejemplar del Tournaisiense superior alemán.

A pesar de ambas citas, podemos decir que las evidencias de este género son de momento muy escasas, aunque aún más lo son las evidencias de formas similares a *Claviphyllum? sandoi*. A pesar de todo, nos parece que dichas evidencias, así como la gran cantidad de formas "clavifiloides" descritas principalmente en Inglaterra, indican altas probabilidades de que este conjunto morfológico esté en realidad bastante extendido.

G-8) **Duplostella** gen. nov.-

En este género nuevo hemos incluido formas cercanas al concepto de *Duplophyllum*. Como pudimos ver en la discusión de este grupo, las únicas referencias de formas aún lejanamente similares a éstas provienen del Missisipiense americano (*Hapsiphyllum* SIMPSON, 1900). Sin embargo en el Carbonífero superior-Pérmico sí son más corrientes formas como éstas (ver FEDOROWSKI, 1986, respecto a *Duplophyllum*).

En el caso de *Duplostella* es más probable que estas formas no estuvieran representadas al menos en Europa Occidental.

G-9) **Saleelasma** WEYER, 1970.-

Este plexo es típico en el Tournaisiense europeo, aunque también ha sido citado en China (KULLMAN & LIAO, 1985). Sin embargo, su aparición en el Viseense medio y superior sólo ha sido nombrada, siempre en relación con conjuntos de rotifilidos (HUDSON, 1943a).

La elección de una especie nueva se debe principalmente a esta escasez de datos, aunque

en este caso es seguro que existen representantes similares en las colecciones inglesas del Viseense superior, aún sin determinar.

G-10) *Rotiphyllum* HUDSON, 1942a.-

Este género, al igual que pasaba con *Cyathaxonia*, con *Rylstonia* o como veremos, con *Ufimia*, es uno de los grupos más citados entre corales sin disepimentos. Las especies *R. aff. rushianum* y *R. costatum* tienen clara comparación con las formas descritas en Europa para edades similares. *R. costatum* es quizás la especie mejor descrita en la bibliografía; así, la correlación entre nuestros ejemplares y los descritos por HUDSON, 1944a, también provenientes de sedimentos del Viseense superior, es la más aproximada.

Sin embargo la amplia variabilidad observada en nuestros afloramientos (ver cuadro circular de variabilidad) y su carácter que muchas veces puede ser considerado continuo, hace que pensemos que en dicha variabilidad sí se observan rasgos endémicos de la región, principalmente en lo que se refiere a los afloramientos de Guadiato.

G-11) *Ufimia* STUCKENBERG, 1895.-

La exposición de formas de este género está dividida en dos grupos principales, uno de ellos es pinnado y el otro antipinnado. Las correlaciones más evidentes con formas bien conocidas del Viseense medio-superior se refieren al grupo antipinnado de *Ufimia bradbournense*, especialmente abundante en el Viseense medio alto de Rylston en Derby (Inglaterra). Formas cercanas al grupo pinnado y también al antipinnado, son corrientes en todo el Carbonífero inferior, tanto en Europa como en América, aunque a excepción de unos cuantos casos, en general provenientes del Tournaisiense superior-Viseense inferior, su descripción y bibliografía está aún poco avanzada. Es de suponer que toda la variabilidad descrita en esta Tesis tenga, al menos parcialmente, correlación con conjuntos fósiles aún sin describir.

G-12) Plexo asociado a los géneros *Amplexizaphrentis*-*Barytichisma*.-

Formas de este plexo tratadas como un conjunto están especialmente bien desarrolladas en el Viseense superior-Namuriense de Norteamérica (ver SUTHERLAND, 1958). Sin embargo nuestra especie más común, *A. ? hispanica*, que probablemente puede ser considerada un género nuevo, corresponde a un grupo nunca citado, descrito ni figurado en toda Europa. Esta forma también tiene posibilidades de corresponder a un grupo endémico de la región, o bien estar distribuido por zonas de la Paleogeografía Viseense, aún no estudiadas.

G-13) *Pentaphyllum* DE KONINCK, 1872.-

Este género está bien representado en Europa, pero para el Tournaisiense superior-Viseense. Las formas descritas por nosotros no tienen de momento posibles referencias bibliográficas consistentes. Sin embargo su aparición en prácticamente todos los afloramientos (aunque nunca de forma importante) parece indicar que fueron formas corrientes, seguramente presentes en muchas otras poblaciones cercanas o lejanas y que su ausencia se debe a que seguramente a que éstas aún no han sido descritas.

G-14) *Discusión*.-

Según hemos podido comprobar en este resumen, los datos respecto a la posible correlación bioestratigráfica con otras cuencas o regiones Paleobiogeográficas, son en general muy escasos, pobres incluso a nivel de género, lo cual impide calibrar la validez y extensión de los taxones propuestos, de modo que su presencia o ausencia es en general sospechada y solo en casos contados, dicha presencia resulta segura³.

Como quiera que resulta improbable que esta región de Ossa-Morena fuera un "paraíso"

³ A este respecto resulta curioso observar que cuando los conjuntos están aceptablemente bien estudiados, la correlación es posible, y no sólo a nivel de género sino también a nivel de especie (recordemos casos como *C. rushiana-C. cornu* o el caso de *U. bradbournense*).

para los corales sin diseipimentos (en realidad la aparición de estas formas es más bien escasa en comparación con otros tipos de corales) debemos concluir que su ausencia en otras regiones se debe a que las mismas no están todavía suficientemente estudiadas. Esto se puede asegurar especialmente en el caso de las asociaciones Norteafricanas (ver SEMENOFF TIAN-CHANSKY, 1985) y las Belgas (POTY, 1995, comunicación personal). Además, todas las colecciones antiguas (para nosotros principalmente las inglesas), son susceptibles de revisión y en ellas son recomendables estudios exhaustivos como el practicado en esta Tesis. Este mismo estado de conocimientos se observa también en el estudio de asociaciones de corales sin diseipimentos en zonas más alejadas (SANDO, 1994, comunicación personal).

Las descripciones de colecciones completas son todavía más escasas; lo más, algunas veces se indican listados de especies, aunque muchas de ellas no llegan a estar descritas en trabajos publicados. Los mejores ejemplos provienen de trabajos ingleses, en los que en un principio se intentó utilizar estos corales en bioestratigrafía (ver por ejemplo HUDSON & FOX, 1943, respecto a asociaciones de antifilidos).

Pensamos que en estas condiciones no es posible discutir sobre endemismo a ningún nivel que no se refiera a nuestros propios afloramientos. Dicha situación también limita seriamente, como veremos, las posibilidades de indagar en las posibles relaciones filogenéticas entre los grupos estudiados.

Una cuestión que quedará por aclarar, es la razón de este atraso en el estudio de los corales sin diseipimentos. Esperamos que una de las aportaciones de esta Tesis sea demostrar un poco el gran potencial que hay en el estudio de los CRSSD.

***Conclusiones paleobiogeográficas y bioestratigráficas.-**

Dejando a un lado las limitaciones que acabamos de describir, propias de no poder comparar correctamente nuestras asociaciones con otras de las regiones cercanas, tales como las provenientes de la plataforma Africana o como aquellas otras de Europa occidental, intentaremos resumir las interpretaciones que pensamos que son más probables para explicar las características observadas en nuestros conjuntos:

- Muchas asociaciones demuestran estar adaptadas a ambientes anómalos para corales sin diseipimentos (en general ambientes más someros). Es en dichas asociaciones donde interpretamos un mayor grado de endemismo. Los plexos representados desarrollan formas especializadas con rasgos más derivados que los que aparecen en asociaciones de ambientes favorables (ejemplo: asociación desarrollada sobre un fondo oolítico, nivel 14' de la Sierra de la Estrella).

- Aceptando que ambos conjuntos tienen una edad muy parecida, contrastada mediante el estudio de foraminíferos (COMAS-RENGIFO, RODRÍGUEZ & SÁNCHEZ, 1988, CÓZAR, 1996), las considerables diferencias a nivel específico, tanto el número de especies compartidas, como las diferencias en el porcentaje de desarrollo de las mismas, interpretamos que son debidas a la existencia de una barrera paleobiogeográfica y a la posibilidad de que genéticamente, estos conjuntos provinieran de zonas distintas.

- El mayor desarrollo lamelar en la cuenca de los Santos, parece contraponerse al desarrollo predominantemente fibroso en la Sierra de la Estrella para grupos similares. Esta fibrización va acompañada de una mayor variabilidad e inestabilidad en los caracteres para la Sierra de la Estrella. Parte de esta diferencia puede explicarse mediante criterios paleoambientales (mayor turbidez generalizada en los Santos). Sin embargo la inestabilidad de los caracteres, tanto morfológicos como microestructurales, parece también que podría estar

expresando un estadio de mayor evolución en las asociaciones de la Sierra de la Estrella. Esta mayor evolución podría deberse simplemente a las características del grupo de origen si este realmente fuera diferente. A pesar de todo no se puede descartar por completo que efectivamente ambos conjuntos, además de provenir de distintos *stocks*, tuvieran edades ligeramente desplazadas (los Santos-el Couce serían más antiguos).

*** Conclusiones filogenéticas. -**

El estudio filogenético está igualmente limitado por el estado de los conocimientos en este grupo fósil, de modo que casi todos nuestros argumentos son de índole interna, basados en nuestras propias observaciones. Esto ha hecho recomendable casi siempre dejar de lado la utilización de la división taxonómica por encima del nivel de género.

Aunque nuestras observaciones son exhaustivas y suficientemente numerosas y sistemáticas como para haber intentado realizar un análisis cladístico, pensamos que es mejor esperar a asentar los nuevos modos de análisis propuestos, de modo que aparezcan estudios con datos sistemáticos similares, en asociaciones más o menos cercanas en el espacio y en el tiempo, de modo que podamos afirmar sólidamente la polaridad primitivo-derivado de los rasgos propuestos. Mientras tanto hemos ensayado un esquema cualitativo de grupos (ver apartado más arriba) con el que intentamos indicar qué unidades más o menos familiares parecen distinguirse en nuestros afloramientos.

En este esquema resalta la no utilización de familias clásicas en corales sin disepimentos, como son Plerophyllidae, Zaphrentoididae, Hapsiphyllidae, Antiphyllidae o Polycoelidae, que se corresponden en conjunto al plexo que nosotros hemos denominado grupo de *Zaphrentites*. Por otro lado parecen faltar definiciones para grupos familiares bien definidos para géneros como *Convexiphyllum-Rylstonia*, *Cania*, *Maimonella* o *Sychnoelasma*. Los únicos grupos familiares reconocidos son el de *Pentaphyllum expansum* (familia Pentaphyllidae, SCHINDEWOLF, 1942) y el de *Cyathaxonia* (familia Cyathaxoniidae, MILNE EDWARDS & HAIME, 1850), aunque en este último caso pensamos que habría que revisar la relación de este género con numerosas formas de lacofilidos del Devónico.

La principal fuente de transformación respecto a los esquemas taxonómicos previos, proviene del tipo de análisis realizado. De este modo, la realización sistemática de varios cortes en lámina delgada por ejemplar en todos los ejemplares, apoyada por láminas ultrafinas seleccionadas, da una visión diferente de la variabilidad de los rasgos a todos los niveles.

Nuestra metodología crea un nuevo espacio de observación, al que denominamos esqueletogénesis y que nos ayuda a entender la construcción del esqueleto coralino. Esto redundará en la obtención de una interpretación del valor de muchos rasgos y acaba por discutir el valor de los niveles taxonómicos erigidos mediante criterios menos exhaustivos.

Un resultado llamativo se refiere a la observación de un mismo grado de variabilidad tanto en cortes apicales como en cortes caliculares. Esto hace disminuir en cierto modo el interés por técnicas demasiado detalladas centradas en un sólo ejemplar como las secciones seriadas (ver capítulo de técnicas). Los resultados basados en secciones seriadas han dado lugar a taxones mayores nuevos basados en comparaciones de desarrollo apical que a nuestro juicio nunca contemplan la variabilidad existente de dichos cortes en una población y además sólo incluyen información morfológica de cuarto orden y no siempre de suficiente calidad (ello se debe a que dicha técnica se basa en series de *peels* o series fotográficas).

Otros resultados llamativos se refieren a la interpretación morfogenética e incluso paleoecológica que hemos podido deducir en los diferentes tipos de disposiciones esqueléticas. Hemos podido reconocer varios procesos que afectan a taxones diferentes y que son detectables

a todos los niveles. Tales son:

- a) Procesos de crenulación en el tejido esquelético. Este fenómeno es interpretado como propio de los individuos más maduros y/o diferenciados y se produce hacia el cáliz, observándose tanto microestructural como morfológicamente.

- b) Procesos de diferenciación de los mesoplasmas hacia el cáliz (ya sea por su apertura, por su cierre parcial o bien por su subdivisión). La velocidad de crecimiento vertical de un ejemplar parece gobernar estos procesos en los mesoplasmas, aunque siempre dentro de las posibilidades genéticas de cada grupo. Este tipo de procesos tiene su correlación en los rasgos de cuarto orden (ver más adelante punto e).

- c) Procesos de polarización de la superficie calicular. Se ha podido demostrar que la polarización del cáliz es una fijación de la orientación del mismo respecto a la curvatura y que es un tipo de adaptación que puede aparecer independientemente en casi todos los grupos, diferenciando un estadio polarizado de otro indiferenciado.

- d) Alteraciones en la velocidad de crecimiento. Organizaciones esqueléticas como la amplexoide son adaptativas en respuesta a la necesidad de un crecimiento más rápido. Este tipo de crecimiento tiene consecuencias tanto en la organización morfológica como en la microestructural. Otro tipo de organizaciones que tienen que ver con las condiciones externas del crecimiento son aquellas que se refieren a rejuvenecimientos, constricciones, xenomorfismos y fenómenos patológicos y también tienen importancia taxonómica.

- e) Procesos de diferenciación en las disposiciones septales. Partiendo de unos pocos modelos básicos (pinnado, antipinnado, fascicular, radial y pentafileoide) pueden verificarse diferentes tipos generales de evolución hacia el cáliz, que están presentes en casi todos los grupos propuestos (tienen importancia por debajo del nivel genérico). Así sucede por ejemplo con:

- Tendencias que provocan desarrollos desiguales en las longitudes septales (tendencias plerofiloides o fasciculares),

- Tendencias que conllevan por el contrario una igualación de las mismas (tendencias radiales en general),

- Tendencias en las que los septos tienden a retirarse, fusionarse o dividirse en eje (diferenciación axial, tanto columnilla como apertura),

- Y por último, tendencias combinadas según los modos anteriores.

En todos estos casos la evolución de los rasgos de cuarto orden tienen su reflejo en el desarrollo microestructural de tercer orden, afectando principalmente a las relaciones meso-estereoplasma, en lo que se refiere al desarrollo más o menos acusado de aperturas y diferenciación de fases.

- Estructura de la variabilidad en cada asociación. El estudio paleoecológico y tafonómico de las asociaciones nos permite entender el valor de los rasgos de un modo relativo. Esta independencia de un posible valor absoluto de un rasgo o de otro, o de un conjunto de ellos, enriquece la visión "histórica". La estructura de la variabilidad es una expresión de las capacidades genéticas de los taxones (una sección transversal a los plexos, como decía HUDSON, 1944b).

Todos estos procesos matizan necesariamente las clasificaciones. Investigarlos en el futuro en poblaciones diferentes, hará que dichas clasificaciones cambien, por lo tanto lo más importante en nuestra indagación paleontológica deja de ser tanto la taxonomía definida, como la identificación de relaciones y saltos en los citados procesos, así como un esquema morfogenético sólido, que parece hacer sonar la estructura de una filogenia que de momento sólo queda entrevista.

Agradecimientos.-

Por fin parece que esto se acaba. En la finalización de este trabajo han contribuido más o menos directamente cierto número de personas a quienes quiero agradecer su colaboración. No es lo mismo hacer una Tesis doctoral desde dentro de la universidad que hacerla por libre. Pensando en la posibilidad de haber hecho una Tesis por mi cuenta me percaté de que hubiera sido realmente una cosa imposible. Al menos para mí. Por tanto es obligado agradecer a la Universidad en primer lugar el haber ofrecido esta protección. Para ser más correctos aún: este agradecimiento debe ir dirigido directamente al Departamento de Paleontología, en donde siempre todo el mundo ha estado dispuesto a ayudarme de muchas maneras y en cuya estructura he encontrado esa protección a la que me quería referir.

Dentro del Departamento quiero agradecer especialmente la ayuda y atención de su director Antonio Goy, a quien aún debo ciertos favores que me han permitido poder acabar el trabajo.

Una franca gratitud va dirigida a mi director de Tesis que ha compartido en gran medida todos los problemas que conlleva un trabajo como este. Le he hecho currar horas extra con un par de años completos de correcciones y bosquejos. Sé que mi forma de trabajar es un tanto desordenada y "peligrosa", lo cual ha sabido él aguantar. Tener un director de Tesis que es además un especialista de primera línea en el tema elegido es una gran ventaja pues te soluciona desde problemas bibliográficos (prácticamente no he tenido un sólo problema de este tipo, pues sólo tenía que ir a su biblioteca y surtirme) hasta problemas técnicos o de contacto con otros especialistas y por supuesto problemas científicos muchas veces comprometidos y difíciles. Todas estas cuestiones siempre han sido canalizadas a través suyo, con facilidad, sentido común y sencillez.

Dentro de los profesores del departamento debo recordar alguno que ha intervenido más directamente en la realización de este trabajo. Sixto Fernández López me corrigió amablemente la terminología tafonómica y tuvo a bien centrar conmigo el posible enfoque que podría darle al conjunto del capítulo Tafonómico. Para mí las lecciones y conversaciones tenidas con él han sido de gran provecho y una inspiración científica constante.

Otro profesor, que aunque no figura en la plantilla para mí ha sido un profesor en el sentido estricto del término, es Otto Kälin. De él he aprendido a trabajar en el laboratorio y en realidad a "trabajar" en un sentido amplio, casi podría decir incluso, que me ha enseñado a investigar. Es una de las personas con las que más he conversado sobre los temas que me preocupaban y me ha dado siempre muy buenas ideas.

Además debo agradecer la amistad ofrecida por muchos de los profesores del Departamento, como son Marisol Ureta, Elena Moreno, M^aJosé Comas, Antonio Perejón, Fernando Fonollá, Fernando García Joral, Paloma Sevilla, Graciela Sarmiento, Concha Herrero ó Gemma Martínez.

De mis jóvenes compañeros, qué puedo decir. Les agradezco el que me hayan escuchado. De entre todos ellos destaco a Pedro Cózar, que es con quien más he tratado y conversado y de quien siento el orgullo de haber sido un día (ya lejano) su profesor. Aunque aún no le he convencido, seguro que nos quedan largas jornadas juntos en las que lo seguiré intentando. A todos los demás, los viejos y los nuevos, Carmen, Rodrigo, Eduardo, Ana, Marisa, Paco, David, Silvia, Nabila, Fátima, Pilar, Isabel, o los más pequeños como Marta o Iván (a éstos les debo varias muy muy especiales), pues, realmente muchas gracias, por lo de ahora y por lo que ha de llegar.

Agradezco también los comentarios y ayuda en cuestiones técnicas a Carlos Rossi, alias "Cinzano", el hombre que las hace más rápido y mejor de todo el planeta. Comentarios y buenas ideas también he recibido de Ramón Mas, que amablemente me atendió con la catodoluminiscencia y me orientó en algunas cuestiones sobre diagénesis.

Pero entre las personas decisivas en mi investigación no hay otra como Esperanza. Esperanza Fernández, le agradezco sus ánimos, comentarios, ideas etc.... Siempre que me ha corregido un texto lo ha enfocado en el sentido que yo estaba buscando. Estas correcciones han mejorado claramente el trabajo, por lo que yo se lo agradezco muy sinceramente y que sea por muchos años.

Mi estancia en la Universidad de Tübingen en Mayo de 1995 ha sido importante, en algunos aspectos, para la realización de este trabajo. Agradezco al profesor Kullman su acogida en mi breve estancia en su Universidad, con la promesa de que las "Cyathaxonias" le serán devueltas.

También quiero recordar a Bill Sando, a cuya memoria está dedicada esta Tesis doctoral. Esta persona, que tanto hizo por el estudio de corales paleozoicos, murió sin embargo muy desgraciada. Es cierto que es así, pero para mí es más importante el gran corazón que me demostró tener cuando estuvo aquí, en España. Además, de él aprendí la mejor lección científica "no dejes que los árboles no te permitan ver el bosque" (o al menos espero haberla aprendido).

En el otro lado de esta historia hay muchas personas también. Quiero recalcar mi agradecimiento a algunas de ellas. En primer lugar a mi mujer, M^a José, a quién no sólo debo agradecimiento sino también una disculpa por hacerla pasar por esta situación. Agradezco su apoyo y su sacrificio y sobre todo los buenos ratos...

Una persona también importante para la realización de esta Tesis Doctoral, ha sido mi hermana mayor Magdalena Falces, que ha velado por mí incansablemente. A esta persona le debo mucho es cierto. Sobre todo ha sido seguridad y fondo. Pero, es lo que tienen los hermanos, que en realidad no les debes nada, ¿verdad?.

Una tercera mención femenina se refiere a las Madres. Muchas gracias por su ayuda constante. Porque ser Madre no es un oficio, ni mucho menos una obligación.

Además de ellas, también quisiera agradecer especialmente la acogida de mis primos, Jesús y Enrique Delgado, que me ofrecieron su casa para trabajar. Tampoco sin su ayuda podría haber terminado este trabajo.

Bibliografía

- ÁBALOS, B. (1990).- *Cinemática y mecanismos de la deformación en régimen de transpresión. Evolución estructural y metamórfica de la zona de cizalla dúctil de Badajoz-Córdoba*. Tesis Doctoral, Universidad del País Vasco, 430 pp..
- ÁBALOS, B. & EGUILUZ, L. (1992).- El corredor Blastomilonítico de Badajoz-Córdoba: de la subducción-colisión cadomiense a la transpresión hercínica. En: Conferencia Internacional sobre el Paleozoico inferior de Ibero-América. VIII Reunión del Grupo de Ossa Morena. Guía de campo de la excursión nº1. *Publicaciones del Museo de Geología de Extremadura*, 2: 1-170
- ALLOITEAU, J. (1955).- Classe des: Hydrozoaires, Scyphozoaires, Alcyonaires, Madreporaires post-paleozoiques en Piveteau, J. (Editor) *Traité de Paleontologie*; 1-527
- ALTEVOGT, G. (1966).- Lithostrotion scoticum (Rugosa) aus dem Visé von Zafra/Spanien. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*; 8: 494-500. Tübingen.
- ANDREIS, R.R. & WAGNER, R.H. (1983).- Estudio de Abanicos Aluviales en el borde Norte de la Cuenca Westphaliense B de Peñarroya-Belmez (Córdoba). En: *Contributions to the Carboniferous Geology and Paleontology of the Iberian Peninsula*; editado por LEMOS DE SOUSA, M.J.. Instituto Nacional de Investigação Científica (INIC).
- APALATEGUI, O., BORRERO DOMÍNGUEZ, J., DELGADO QUESADA, M., ROLDÁN GARCÍA, F.J. & EGUILUZ ALARCÓN, L. (1985a).- *Mapa Geológico de España a escala 1:50.000, hoja nº 879, Peñarroya-Pueblonuevo*. I.G.M.E. 2ª edición, Madrid.
- APALATEGUI, O., ROLDÁN GARCÍA, F.J. & PÉREZ LORENTE, F. (1985b).- *Mapa Geológico de España a escala 1:50.000, hoja nº 880, Espiel*. I.G.M.E. 2ª edición, Madrid.
- APALATEGUI, O., BORRERO DOMÍNGUEZ, J., DELGADO QUESADA, M., ROLDÁN GARCÍA, F.J. & SÁNCHEZ CARRETERO (1985c).- *Mapa Geológico de España a escala 1:50.000, hoja nº 901, Villaviciosa de Córdoba*. I.G.M.E. 2ª edición, Madrid.
- APALATEGUI, O., BORRERO DOMÍNGUEZ, J., PÉREZ DE LA BLANCA, J.C., ROLDÁN GARCÍA, F.J., SOUBRIER GONZÁLEZ, J. & CARRECEDO SÁNCHEZ, M. (1985d).- *Mapa Geológico de España a escala 1:50.000, hoja nº 902, Adamuz*. I.G.M.E. 2ª edición, Madrid.
- APALATEGUI, O., BORRERO, J.D. & HIGUERAS, P. (1985).- División en grupos de rocas en Ossa-Morena oriental. *Temas Geológicos y Mineros*, 7: 73-80.
- ALMARZA, J, BURGOS, J.C.; CRESPO, J.L. & MATAS, J. (1973).- Estudio de una serie detrítica en la cuenca carbonífera de Peñarroya-Belmez. *Trab. Pract. Sedim. Univ. Granada*. Inédito.
- ARMENGOT, J.; MARTÍNEZ, C. (1972).- El Carbonífero al sur del batolito de los Pedroches.

- ARRIOLA, A., CHACÓN, J., ERASO, A., EGUILUZ, L., GARROTE, A., SÁNCHEZ-CARRETERO, R. & VARGAS, I. (1983).- *Mapa Geológico de España a escala 1:50.000, hoja nº 829, Villafranca de los Barros*. I.G.M.E. 2ª edición, Madrid.
- BAMBER, E. W.; SANDO, W. J. (1993).- New information on the skeletal structure and systematics of the Viséan rugose coral *Ankhelasma*. *Bulletin of the Geological Survey of Canada*; **444**: 37-49. Alberta.
- BATHURST, R.G.C. (1975).- Carbonate sediments and their diagenesis. *Developments in Sedimentology*. **12**, 1-658.
- BYKOVA, M.S. (1966).- Lower Carboniferous corals of eastern Kazakhstan (en ruso). *Acad. Nauk Kazakh.SSR, Inst. Geol. Nauk (Alma-Ata)*:214 pp..
- BIRENHEIDE, R.; SOTO, F. (1977).- Rugose corals with wall-free apex from the Lower devonian of the Cantabrian Mountains, Spain. *Senckenbergiana Lethaea*; **58**(1/3): 1-23. Frankfurt.
- BOURNE, G.S. (1899).- Studies on the structure and Formation of the Calcareous Skeleton of the Anthozoa. *Quarterly Journal of Microscopy Science*. **41**: 499-547
- BRAND, U. (1981).- Mineralogy and Chemistry of the Lower Pennsylvanian Kendrick fauna, eastern Kentucky: I. Trace Elements. *Chemical Geology*. **32**: 1-16.
- BROOMLEY, R.G. (1970). Borings as a trace fossils and *Entobia cretacea* PORTLOCK, as an example. En: T.P. CRIMES & J.C. HARPER, Ed., *Trace fossils, Geol. J., Spec. Issue*, **3**:49-90.
- BRÜHL, D. & OEKENTORP, K. (1997).- Secondary microstructures in tabulate corals of the genus *Alveolites* LAMARCK, 1801, from the middle Devonian of the Dollendorf Syncline (Eifel Hills/Germany). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección de Geología)*. **92** (1-4); 87-97.
- BRYAN, W.H. & HILL, D. (1941).- Spherulitic crystallization as a mechanism of skeletal growth in the hexacorals. *Proceedings of the Royal Society of Queensland*, **52**(9): 78-91.
- CABANAS, R. (1963).- Contribución al estudio del Carbonífero de los alrededores de Córdoba. *Breviora Geologica Asturica*; **7**(1-4): 63-67, 1 fig., 1 lam.. Oviedo.
- CABANAS, R. (1964).- Notas estratigráficas de la provincia de Córdoba. *Notas y comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*; **74**: 69-74. Madrid.
- CARANDELL, J. (1922).- Contribución a la petrografía de Sierra Morena. Rocas de Adamuz (Córdoba). *Boletín de la Real Sociedad de Historia Natural*. **22**: 312-315.
- CARBONELL, A. (1920).- Nuevos antecedentes acerca de la prolongación oriental de la cuenca

- de Belmez. *Boletín del Instituto Geológico de España*, **XLI** (I), 3ª serie: 281-309
- CARRUTHERS, R. G. (1908).- A revision of some Carboniferous corals. *Geological Magazine*, **5**: 20-171, 3 lam.. London.
- CARRUTHERS, R. G. (1910).- On the evolution of *Zaphrentis delanoue* in Lower Carboniferous times. *Quarterly Journal of the Geological Society*, **66**: 523-538, 2 lam.. Londres.
- CARRUTHERS, R. G. (1913).- *Lophophyllum* and *Cyathaxonia*: revision notes on two genera of Carboniferous corals. *Geological Magazine*, **10**(5): 49-56. London.
- CARRUTHERS, R. G. (1919).- A remarkable Carboniferous coral. *Geological Magazine*, **16**: 436-441. London.
- CLOUD, P.E.JR. (1942).- Terebratuloid Brachiopoda of the Silurian and Devonian. *Spec. Pap. Geol. Soc. Amer.*, **38**: 1-182.
- CÓZAR, P. (1994).- *Bioestratigrafía con foraminíferos del Carbonífero inferior de la Sierra del Castillo (Cuenca del Guadiato, Córdoba)*.- *Universidad Complutense de Madrid*. Inédito.
- CÓZAR, P. (1996).- Biozonas de foraminíferos de la Sierra del Castillo (Banda Central de la Cuenca del Guadiato, Córdoba). *Coloquios de Paleontología*. **48**:47-72
- CROUSSILLES, M.; DIXSAUT, C.; LYS, M. & TAMAIN, G. (1976).- Sur les calcaires du Carbonifère inférieur du Nord de Cordoue (Espagne) et leur âge viséen supérieur d'après la microfaune. *Annales de la Société Géologique du Nord*, **96** (4): 399-406. Lille.
- CUETO, L.A., GABALDÓN, V. & QUESADA, C. (1983).- Banda meridional de la cuenca del Gadiato. En: Folleto-guía de la Excursión de la V Reunión del grupo de Ossa-Morena. Editado por Instituto Geológico y Minero, 1-18..
- CUIF, J.P. (1975).- Caractères morphologiques, microstructuraux et systematyques des Pachytecalidae, nouvelle famille de madreporaires triasiques. *Geobios* **8**, 3; 157-180.
- CUIF, J.P., (1980).- Microstructure versus morphology in the skeleton of triassic scleractinian corals. *Acta Palaeontologica Polonica*, **25**, 3/4, 361-374.
- CUIF, J.P. & GAUTRET, P., (1993a).- Microstructural features of fibrous tissues in the skeletons of some chaetetid sponges. *Courier Forschung-Institut Senckenberg* **164**; 309-315.
- CUIF, J.P., DAUPHIN, Y. & GAUTRET, P. (1997).- Biomineralization features in scleractinian corals skeletons; source of new taxonomic criteria. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección de Geología)*. **92** (1-4); 129-141.
- CHACÓN J., DELGADO, M. & GARROTE, A. (1974).- Sobre la existencia de los diferentes dominios de metamorfismo regional en la banda Elvás-Badajoz-Córdoba (Macizo Hespérico Meridional). *Boletín Geológico y Minero* **85** (6): 713-717.

- CHI, Y. S. (1937).- On some simple corals from the Permian of Yungsin, Kiangsi. *Bulletin of the Geological Society of China*; **17**: 83-108, 4 lam.. Pekin.
- DALEY & BOYD, (1996).- The role of skeletal microstructure during selective silicification of brachiopods. *Journal of Sedimentary Research*, **66** (1):155-162.
- DAUPHIN, J. (1992).- Méthode d'identification localisée de la diagénese des aragonites d'origine biologique à l'échelle du microscope électronique à balayage. *Paläont. Zeitschr.*, **46** (3-4): 199-220.
- DEBRENNE, F.M., ROLAND, A.G. & LAFUSTE, J.G. (1987).- *Tabulaconus* handfield: microestructure and its implication in the taxonomy of primitive corals. *Journal of Paleontology*, **61** (1): 1-9.
- DE GROOT, G. E. (1963).- Rugose corals from the Carboniferous of Northern Palencia (Spain). *Leidse Geologische Mededelingen*; **29**: 1-123, 39 fig., 26 lam., 3 map.. Leiden.
- DE KONINCK, L. G. (1872).- Nouvelles recherches sur les animaux fossiles du terrain Carbonifère de la Belgique, part I. *Memoires de la Academie royale de Belgique. Classe des sciences*; **39**(4): 1-178. Bruselas.
- DELGADO-QUESADA, M.; LIÑÁN, E.; PASCUAL, E.; PÉREZ LORENTE, F. (1977).- Criterios para la diferenciación de dominios en Sierra Morena Central. *Studia Geologica*; **12**: 75-90, 4 fig.. Salamanca.
- DELGADO-QUESADA, M.; GARROTE, A. & SANCHEZ-CARRETERO (1985).- EL magmatismo de la alineación La Coronada-Villaviciosa de Córdoba en su mitad oriental, zona de Ossa Morena. *Temas Geológicos y Mineros*, **7**: 41-64.
- DULLO, W.C. (1984).- Progressive diagenetic sequence of aragonite structures: Pleistocene Coral Reefs and their modern counterparts on the eastern Red Sea Coast, Saudi Arabia. *Palaeontographica americana* **54**, 254-260.
- EASTON, W. H. (1962).- Carboniferous formations and faunas of Central Montana. *Geological Survey Professional Paper*; **348**: 3-126. Washington, D.C.
- EASTON, W. H. (1975).- On *Zaphrentoides*. *Journal of Paleontology*; **49**(4): 674-691, 2 lam., 1 map.
- EGUILUZ, L. (1988).- *Petrogénesis de rocas ígneas y metamórficas en el anticlinorio de Burguillos-Monesterio, Macizo Ibérico Meridional*. Tesis Doctoral, Universidad del País Vasco, 694 pag.
- ELIAS, R.J. (1981).- Solitary rugose corals of the Selkirk member, Red River formation (Late Middle or Upper Ordovician), Southern Manitoba. *Bulletin Geological Survey Canada*. **344**(3): 3-31

- ELIAS, R.J. (1982).- Paleoeecology and biostratinomy of solitary rugose corals in the Stony Mountains formation (Upper ordovician), Stony Mountain, manitoba. *Canadian Journal of Earth Sciences*. **19**:1582-2598.
- EZAKI, Y. (1989).- Morphological and phylogenetic characteristics of late Permian Rugose corals in Iran. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*; **8**: 275-281. Brisbane.
- EZAKI, Y. (1993).- The last representatives of Rugosa in Abadeh and Julfa, Iran: survival and extinction. *Courier Forschung Institut Senckenberg*, **164**: 75-80. Frankfurt.
- FALCES, S. (1991).- *Cartografía y paleontología de la cuenca carbonífera de Los Santos de Maimona: corales solitarios de la fauna de Cyathaxonia*. Tesis de Licenciatura, U. Complutense (inédita). 1-209.
- FALCES, S. (1997). Borings, Embeddings and Pathologies against microstructure. New evidences on nature of microestructural elements in rugose corals. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*. **92**(1/4): 99-116.
- FALCES, S.; RODRÍGUEZ, S. (1993).- Análisis tafonómico de los corales solitarios sin disepimentos de la cuenca carbonífera de Los Santos de Maimona (Badajoz, SO de España). *Revista Española de Paleontología*; N^o Extr.: 109-117, 2 fig., 2 lam.. Bilbao.
- FALCES, S., & RODRÍGUEZ, S. (1994).- Microestructura del Género *Cyathaxonia* en el Carbonífero Español. *Libro de Abstracts del X Jornadas de Paleontología*, 67-69. Editorial Complutense.
- FEDOROWSKI, J. (1973).- Rugose corals Polycoelaceae and Tachylasmatina subord. n. from Dálnia in the Holy Cross Mountains. *Acta Geologica Polonica*; **23**(1): 89-133, 18 fig., 6 lam.. Varsovia.
- FEDOROWSKI, J. (1974).- The Upper Palaeozoic tetracoral genera *Lophophyllidium* and *Timorphyllum*. *Palaeontology*; **17**(3): 441-473, 4 fig., 11 lam.
- FEDOROWSKI, J. (1982).- Coral thanatocoenoses and depositional environments in the upper Treskelodden beds of the Hornsund area, Spitzbergen. *Paleontologica Polonica*; **43**: 17-68, 18 lam.. Varsovia.
- FEDOROWSKI, J. (1986).- The Rugose coral faunas of the Carboniferous/Permian boundary interval. *Acta Palaeontologica Polonica*; **31**(3-4): 253-275. Warszawa.
- FEDOROWSKI, J. (1987).- Upper palaeozoic Rugose corals from southwestern Texas and adjacent areas: Gaptank Formation and Wolfcampian corals. Part. I. *Paleontologica Polonica*; **48**: 1-271. Varsovia.
- FEDOROWSKI, J. (1989).- Redescription of the original collection of *Zaphrentis calyculus* MILLER, 1891, Rugosa. *Acta Palaeontologica Polonica*, **34**(n^o4): 275-325.

- FEDOROWSKI, J.; SANDO, W. J. (1989).- Morphogenesis and relationships of Trochophyllum MILNE-EDWARDS & HAIME, 1850 (Coelenterata, Anthozoa). *Acta Palaeontologica Polonica*; **34**(1): 3-46. Warszawa.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. (1991).- Sistemas Tafonómicos: Función y Evolución. *Revista Española de Paleontología*. N^º extraordinario: 21-34.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. (1997a).- Ammonites, clinos tafonómicos y ambientes sedimentarios. *Revista Española de Paleontología*, **12** (1), 102-128.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. (1997b).- Ammonites, ciclos tafonómicos y ciclos estratigráficos en plataformas epicontinentales carbonáticas. *Revista Española de Paleotología*, **12** (2), 151-174.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. (1997c).- Factores determinantes de la conservación de los ammonites jurásicos. En: *Vida y ambientes del Jurásico* (Eds. J.A. GÁMEZ VINTANED Y E. LIÑÁN). Institución "Fernando El Católico" Zaragoza: 137-157.
- FISCHER, J.C. & LAFUSTE, J. (1972).- Nouvelles observations sur la paléohistologie du genre *Acanthochaetetes* (Hydrozoa, Chaetetida). *Bull. Soc. géol. Franc.* (7), **XIV**: 320-325.
- FLORIDO, P. & QESADA, C. (1984).- Estado actual de conocimientos sobre el macizo de Aracena. Introducción a la excursión en la parte española. III Reunión del Grupo de Ossa-Morena. *Cuadernos del Laboratorio Xeologico Laxe*. **8**: 257-277.
- FLÜGEL, H. W. (1973).- Zur Kenntniss des Typus von Calophyllum DANA, 1846: Turbinolia donatiana KING, 1848 (Anthozoa). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*; **1973**(2): 61-66. Tübingen.
- FOMICHEV, V.D. (1953).- Rugose corals and stratigraphy of Middle an Upper Carboniferous and Permian deposits of the Donets Basin. *Vses. Nauchno-issled. Geologicheskii Instituta (VSEGEI)*: 662 pags.
- FRECH, F. & VOLZ, W. (1896).- Die Korallenfauna der Trias. II. Die Korallen der Schichten von St. Cassian in Süd-Tirol. *Palaentographica* **43**: 1-124.
- GABALDÓN, V., QUESADA, C. & CUETO, L.A. (1983).- The Lower Carboniferous in the Southern Strip of the Guadiato Area. *Carboniferous Geology of the Sierra Morena (Field Trip D)*. X I.C.C., 34-39.
- GABALDÓN, V. GARROTE, A. & QUESADA, C. (1985).- Geología del Carbonífero inferior del Norte de la zona de Ossa Morena. Introducción a la 5ª Reunión del grupo de Ossa Morena. In: *5ª Reunión del Grupo de Ossa Morena, Temas Geológico-mineros*, **7**: 101-137. Instituto Geológico y Minero de España.
- GALINDO FRANCISCO, M. C. (1989).- *Petrología y Geocronología del complejo Plutónico de Táliga-Barcarrota (Badajoz)*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid.

- GASPARD, (1990).- Diagenetic evolution of shell microstructure in the Terebratulida (Brachipoda, Articulata). En: J.G. Carter (Ed) *Skeletal Biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*, 2 (4): 53-56.
- GILL, G.A. (1967).- Quelques précisions sur les septes perforés des Polypiers mésozoïques. *Mem. Soc. géol. Fr.* 106: 55-83.
- GILL, G.A. (1993).- Free pennulae within *Dendraranea* sp. (scleractinian coral) from the Callovian of southern Israel. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 164: 199-204.
- GILL, G.A. & COATES, A.G. (1977).- Mobility, growth patterns and substrate in some fossils and recent corals. *Lethaia*, 10: 119-134.
- GOLUBIC, S., PERKINS, R.D. & LUKAS, K.J. (1975).- Boring microorganisms and microborings in carbonate substrates. En: *Trace Fossils*. R.W. FREY, Ed. pags. 181-227, Springer-Verlag, New York.
- GONZALO Y TARÍN, J. (1879).- Reseña físico-geológica de la provincia de Badajoz. *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, 6: 389-412. Madrid.
- GONZALEZ DEL TANAGO, J. (1995).- *El núcleo metamórfico de Sierra Albarrana y su campo de pegmatitas graníticas asociado. Macizo Ibérico, España*. O Castro: Laboratorio Xeolóxico de Laxe. Área de Xeoloxía do Seminario de Estudos Galegos. 713 pag.
- GOREAU, T.F. (1959).- The physiology of skeleton formation in corals. I: a method for measuring the rate of calcium deposition by coral under different conditions. *Biological Bulletin*, 116: 59-75.
- GRABAU, A. W. (1928).- Palaeozoic corals of China. Pt. 1, Tetrastrotata, II, Second contribution to our knowledge of the streptelasmoid corals of China and adjacent territories. *Palaeontologica Sinica*, 2(2): 1-175, 6 lam.. Nanking.
- HERRANZ, P. (1984).- El Precámbrico del NEE de "Ossa-Morena": Planteamiento y estado de la cuestión, unidades, bases para su correlación y esquema evolutivo. *Cuadernos de Geología Ibérica*, 9: 119-211.
- HILL, D. (1935).- British terminology for rugose corals. *Geological Magazine*, 72: 481-519.
- HILL, D. (1936).- The British Silurian rugose corals with acanthine septa. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 226: 189-217, 2 lam.. Londres.
- HILL, D. (1937).- Type specimens of palaeozoic corals from New South Wales. *Geological Magazine*, 74: 145-153, 9 fig.. London.
- HILL, D. (1938-41).- A monograph of the Carboniferous rugose corals of Scotland. *Monographs of the Paleontological Society of London*, 91-94: 1-204. London.

- HILL, D. (1956).- Rugosa in MOORE, R.C.: *Treatise on Invertebrate Palaeontology*, Geol. Soc. Amer. Inc. & Univ. Kansas Press pt. F: F233-327.
- HILL, D. (1981).- Coelenterata. Supplement 1. Rugosa and Tabulata. In: TEICHERT, ed., "*Treatise on Invertebrate Paleontology*". Geol. Soc. Amer. Inc. & Univ. Kansas Press F: 1- 722; Lawrence.
- HILL, D. & BUTLER, A.I. (1936).- *Cymatelasma*, a new genus of silurian rugose corals. *Geological Magazine*, **83**:516-527.
- HUBBARD, J. A. (1970).- Sedimentological Factors affecting to growth of Visean caninoid corals in Northwest Ireland. *Palaeontology*, **13**(2): 191-209, 6 fig., 4 lam., 3 map.
- HUDSON, R. G. (1936a).- The development and septal notation of the zoantharia Rugosa (Tetracorallia). *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, **23**: 68-78.
- HUDSON, R. G. (1936b).- On the Lower Carboniferous corals: *Rhopalolasma* gen. nov. and *Cryptophyllum*. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, **23**: 68-78.
- HUDSON, R. G. (1941).- On the Carboniferous corals, *Zaphrentis carruthersi*, sp. nov., from the Mirk Fell beds and its relation to the *Z. delanouei* species group. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, **24**: 290-311, 2 lam.
- HUDSON, R. G. (1942a).- *Fasciculophyllum* THOMSON and other genera of the "*Zaphrentis*" *omaliusi* group of the Carboniferous corals. *Geological Magazine*, **79**: 257-263, 2 fig.. London.
- HUDSON, R. G. (1942b).- On the Lower carboniferous corals: *Rhopalolasma bradbournense* (Wilmore) and *Rhopalolasma rylstonense* sp. n.. *Quarterly Journal of the Geological Society*, **99**: 81-92. Londres.
- HUDSON, R. G. (1943a).- Lower Carboniferous corals of the genera *Rotiphyllum* and *Rylstonia*. *Proceedings of the Leeds phylosophical and literary society*. Scientific section; **4**: 135-141, 2 fig.. Leeds.
- HUDSON, R. G. (1943b).- "Gerontic" structures in the Carboniferous coral *Rotiphyllum costatum* (McCoy). *Geological Magazine*, **80**(1): 23-29. London.
- HUDSON, R.G.S. (1943c) .- On the Lower Carboniferous corals- *Caninia heterophyllia* sp. nov.. *Proceedings of the Leeds phylosophical and literary society*. Scientific section; **4**: 142-145, 1 fig.. Leeds.
- HUDSON, R. G. (1944a).- Lower Carboniferous corals of the genera *Rotiphyllum* and *Permia*. *Journal of Paleontology*, **18**: 355-362, 2 lam.. Kansas.
- HUDSON, R. G. (1944b).- On the Carboniferous corals: *Zaphrentites shunnerensis* sp. nov.. *Geological Magazine*, **81**(1): 45-48. London.

- HUDSON, R. G. (1944c).- The variation in an assemblage of the *Caninia cornucopiae* plexus from the middle Visean. *Quarterly Journal of the Geological Society*; **100**(3-4): 193-205. Londres.
- HUDSON, R. G.; ANDERSON, F. W. (1928).- On the Lower Carboniferous corals: *Hetonia fallax*, gen et sp n.. *Proceedings of the Leeds phylsophical and literary society. Scientific section*; **1**(7): 335-340. Leeds.
- HUDSON, R. G.; FOX, T. (1943).- An Upper Visean zaphrentoid fauna from the Yoredale beds of North-West Yorkshire. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*; **25**: 101-126.
- HUDSON, R. G.; PLATT, M. I. (1927).- On the Lower Carboniferous corals: The development of *Rylstonia benecompecta*, gen. and sp. nov.. *Annals and Magazine of Natural History*; **19**(9): 39-48, 1 lam.. Londres.
- ILJINA, T. G. (1965).- Chetyrekhluचेvyе korally pozdney permi i rannego triasa Zakavkaza (Late Permian and Early Triassic tetracorals from transcaucasus area). *Trudy paleont. Inst.* **107**, 1-104.
- JONGMANS, W. (1952).- Las floras carboníferas de España. *Estudios Geológicos*; **14**: 281-330. Madrid.
- JONGMANS, W. (1956).- Contribución al conocimiento de la flora Carbonífera del Suroeste de España. *Estudios Geológicos*, **22**: 19-58, 17 láminas.
- JULIVERT, M. & MARTÍNEZ, F.J. (1983).- Estructura de conjunto y visión global de la cordillera herciniana. En: *Libro Jubilar J.M. RÍOS, Geología de España, Tomo I*, Publicaciones IGME: 612-630.
- KATO, M. (1963).- Fine skeletal structures in Rugosa. *Journal of the Faculty of Science Hokkaido University. Series IV. Geology and Mineralogy*; **11**(4): 571-630. Sapporo.
- KHOA, N. D. (1977).- Carboniferous Rugosa and Heterocorallia from boreholes in the Lublin region (Poland). *Acta Palaeontologica Polonica*, **22**(4): 301-404, Warszawa
- KOBLUK, D.R. & RISK, M.J. (1977). Algal borings and framboidal pyrite in Upper Ordovician brachiopods. *Lethaia*, **10**: 135-143.
- KOCH, G. (1882).- Mittheilungen über die Struktur von *Pholidophyllum loveni* EDWARDS & HAIME *Cyathophyllum* sp. aus Konieprus. *Palaeontographica (Abteilungen)*; **28**: 213-224.
- KOKER, E.M.J. (1924).- Anthozoa uit het perm van het eiland Timor, I: Zaphrentidae, Plerophyllidae, Cystiphyllidae, Amphiastraeidae. *Mijnwez, Nederlanden Oost-Indiee, Jaarbuch* **51**, 1-50.
- KULLMANN, J. (1965).- Rugose Korallen der Cephalopodenfazies und ihre Verbreitung im

Devon des südöstlichen Kantabrischen Gebirges (Nordspanien). *Abhandlungen aus dem Mathematik und Naturwissenschaft klasse der Akademie der Wissenschaften und Literatur von Mainz*: 1-136, 21 fig., 7 lam.. Mainz.

KULLMANN, J. (1968).- Asociaciones de corales y goniatites en el Devónico y Carbonífero de la Cordillera Cantábrica. *Estudios Geológicos*; **24**(3-4): 205-241. Madrid.

KULLMANN, J. (1975).- Coral associations from cephalopod-bearing rocks of Spain and Turkey. *Drevnie Cnidaria*; **1**: 1-8, 2 fig.. Novosibirsk.

KULLMANN, J. & RODRÍGUEZ (1994).- Biostratigraphic range and biogeographic relationships of the undissepimented solitary corals from the Upper Member of the Picos de Europa Formation (Carboniferous, Asturias, NW Spain). *Courier Forschungs-institut Senckenberg*, **72**: 15-22.

LAFUSTE, J. G. (1970).- Lames ultraminces à faces polies. Procédé et application à la microstructure des madréporaires fossiles. *Comptes rendus de l'academie des sciences. Serie D. Sciences Naturelles*; **270**: 679-681. Paris.

LAFUSTE, J. (1972).- Fibres à bosselures chez le Stromatopore *Stacheoides* BARGATSKY. *Compte rendu Sommaire des Séances de la Société géologique de France*, **2**: 67-68.

LAFUSTE, J. G. (1978).- Modalites de passage des lamelles aux fibres dans la muraille des tabules (Micheliniidae) du Devonien et du Permien. *Géobios*; **11**(3): 405-408. Lyon.

LAFUSTE, J., (1979a).- Microstructure de *Cladochonus* MCCOY, 1847 (Tabulata, Carbonifère). *Geobios*, **12** (3): 353-363.

LAFUSTE, J. (1979b).- Microstructure de type "desmioïde" chez *Lyopora* NICHOLSON & ETHERDIGE, 1878 (Tabulata, Ordovicien). *C.R. Acad. Sci. Paris, serv. D.*, **289**: 719-722.

LAFUSTE, J. G. (1980).- Sections ultra-minces de figures de corrosion à l'eau oxygénée procédé et application aux lamelles et micro-lamelles des Tabulata. *Géobios*; **13**(6): 929-933. Lyon.

LAFUSTE, J. G. (1981).- Microstructure des Hétérocoralliaires (Cnidaria, Carbonifère). *Annales de Paléontologie (Vert.-Invert.)*; **67**(1): 1-12. Paris.

LAFUSTE, J. G. (1983a).- Passage des microlamelles aux fibres dans le squelette d'un Tabulé "Michelinimorphe" du Viséen du Sahara Algérien. *Géobios*; **16**(6): 755-758. Lyon.

LAFUSTE, J.G. (1983b).- Disparité microstructurale entre *Calceola* LAMARCK et *Goniophyllum* DYBOWSKI (Tetracoralla, Dévonien et Silurien). *C.R. Acad. Sc. Paris*, **296** (Serie II): 1749-1752.

LAFUSTE, J. G. (1984).- Microstructure of Planalveolites LANG & SMITH, 1939 (Tabulata, Silurian). *Palaeontographica Americana*, **54**: 485-488. Washington.

- LAFUSTE, J. (1986).- Polymorphisme des fibres du sclérenchyme chez les Tabulés (Cnidaria, Paleozoïque). *C.R. Acad. Sci. Paris, serv. II*, **302**, 11: 761-763.
- LAFUSTE, J. & DEBRENNE, F. (1970).- Observation en lames ultra-minces de la microstructure d'Archeocyates. *C.R. somm. Soc. Geol. Fran.*, **6**: 224-225.
- LAFUSTE, J. G.; FERNÁNDEZ MARTÍNEZ, E.; TOURNEUR, F. (1992).- *Parastriatopora* (Tabulata) de las calizas del Lorito (Devónico inferior, Provincia de Córdoba): Morfología y Microestructura. *Revista Española de Paleontología*; **7**(1): 3-12. Bilbao.
- LAFUSTE, J. & FISCHER, J.C. (1971).- Sur la présence de fibres à bosselures chez les Chetetida (Cnidaires) du Paleozoïque et du Mésozoïque.- *C.R. Acad. Sci. Paris, Serv. D*, **272**: 1488-1490.
- LAFUSTE, J. & PLUSQUELLEC, Y. (1976).- *Keforneidictyum* n. gen. (Tabulata, Dévonien), Morphologie et microstructure. *Extrait du Bullet. Soc. géol. de France*, 7^e serie, t. XVIII (n° 6): 1699-1711.
- LAFUSTE, J. & PLUSQUELLEC, Y. (1980).- Les Polypiers: Tabulata. En: PLUSQUELLEC, Y. editor, Les schistes et calcaires de L'Armorique (Dévonien inférieur, Massif Armoricaïn). *Mem. SOc. géol. minér. Bretagne*, **23**: 143-173.
- LAFUSTE, J. G.; PLUSQUELLEC, Y. (1985).- Structure et microstructure de quelques Micheliniiidae et Michelinimorphes (Tabulata paléozoïques). *Bulletin du museum national d'histoire naturelle. Section C.Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie*; **7**: 13-63. Paris.
- LAFUSTE, J. G.; PLUSQUELLEC, Y. (1986a).- Structure et microstructure de *Favosites cylindrica* MICHELIN 1847, espèce-type de *Ohiopora* n. gen. (Tabulata, Devonien). *Canadian Journal of Earth Sciences*; **24**: 1465-1477.
- LAFUSTE, J. & PLUSQUELLEC, Y. (1986b).- Les caulicules, éléments nouveaux de l'axe des trabécules du Tabulé dévonien *Ligulodictyum* PLUSQUELLEC 1973. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **303**, serie II, n° 8: 761-764.
- LAFUSTE, J. G.; PLUSQUELLEC, Y. (1988a).- Révision des *Beaumontia* décrits par Milne-Edwards et Haime (Tabulata; Dévonien, Carbonifère). *Bulletin du museum national d'histoire naturelle. Section C.Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie*; **13**(6): 929-933. Paris.
- LAFUSTE, J. & PLUSQUELLEC, Y. (1988b).- *Rhizopora tubaria* DE KONINCK, 1872; Tabulata du Carbonifère. Données nouvelles sur la structure et la microstructure. *Bull. SOc. géol. France*, **4** (8), n° 6: 1015-1020.
- LAFUSTE, J. G.; PLUSQUELLEC, Y. (1990).- Les genres *Utaratuia*, *Tabelaephyllum*, *Michelinia* et la distinction Tabulata-Rugosa. *Annales de Paléontologie (Vert.-Invert.)*; **76**(1): 13-39. Paris.

- LAFUSTE, J. G.; PLUSQUELLEC, Y.; SOTO, F. (1993).- Coexistence de lamelles et de microlamelles dans le sclérenchyme de *Ligulodictium* PLUSQUELLEC, 1973 (Tabulata, Dvonien du Nord-Gondwana). *Courier Forschung Institut Senckenberg*, **164**: 329-337. Frankfurt.
- LAFUSTE, J. G.; SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, P.; TOURNEUR, F. (1992).- Succession microlamelles-lamelles dans le sclérenchyme pariétal de *Syringopora* Goldfuss, 1826 (Tabulata, Carbonifère). *Bulletin du museum national d'histoire naturelle*, **14**(3-4): 249-265. Paris.
- LAFUSTE, J. G.; TOURNEUR, F. (1988a).- Précisions sur la structure et la microstructure du genre *Roemeria* MILNE-EDWARDS & HAIME 1851 (Tabulata, Devonien moyen d'Allemagne et de Belgique). *Palaeontologische Zeitschrift*, **62**(1/2): 11-48. Stuttgart.
- LAFUSTE, J. G.; TOURNEUR, F. (1988b).- Microstructure du Genre *Favosites* LAMARCK 1816 (Tabulata) et de Favositides du Silurien, avec une revision du neotype de *Favosites gothlandicus* LAMARCK 1816. *Annales de la Société Géologique de Belgique*, **110**: 189-198. Liège.
- LAFUSTE, J. G.; TOURNEUR, F. (1990).- Structure et microstructure du genre *Kiaerites* STASINSKA, 1967 (Tabulata, Silurien de Norvège). *Géobios*, **23**(6): 655-669. Lyon.
- LAFUSTE, J. G.; TOURNEUR, F. (1991a).- Microstructure du genre *Acaciopora* MOORE & JEFFORDS 1945 (Tabulata; Pennsylvanien de l'Oklahoma, USA). *Geologica et Palaeontologica*, **25**: 99-109.
- LAFUSTE, J. G.; TOURNEUR, F. (1991b).- Biocristaux et éléments foncés de la muraille chez *Thamnopora* Steininger, 1831 (Tabulata Dévonien). *Annales de Paléontologie (Vert.-Invert.)*, **77**(1): 3-20. Paris.
- LAFUSTE, J. G.; TOURNEUR, F. (1992).- Rvision des especes de *Cladochonus* MCCOY, 1847 (Tabulata) dcrites dans le Frasnien de la Belgique par Lecompte en 1939 *Cladochonus frasnien* de Belgique. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Sciences de la terre*, **62**: 23-41. Bruxelles.
- LAND, L.S. (1967).- Diagenesis of skeletal carbonates. *Journal of Sedimentary Petrology*, **37**: 914-930.
- LIÑÁN-GUIJARRO, E. (1978).- *Bioestratigrafía de la Sierra de Córdoba*. Tesis Doctoral. Departamento de Paleontología Universidad de Granada.
- LÓPEZ AGÓS, E. (1923).- Síntesis paleontológica del Carbonífero español. *Boletín de la Real Sociedad española de Historia Natural*, **23**: 302-311.
- LOWESTAM, H.A. (1963).-Biologic problems relating to the composition amd diagenesis of sediments: en T.W. Donelly (ed), *The earth sciences*, p. 137-195, University of Chicago Press (Chicago).

- MACKINNON, D.I. & WILLIAMS, A. (1974).- Shell structure of terebratuloid brachiopods. *Palaeontology*, **17** (1): 179-202.
- MALIVA, R.G. & DICKSON, J.A.D. (1992).- The mechanism of skeletal aragonite neomorphism: evidence from neomorphosed mollusks from the upper Purbeck Formation (Late Jurassic-Early Cretaceous) southern England. *Sedimentary Geology*, **76**: 221-232.
- MALLADA, L. (1898).- Explicación del mapa geológico de España. *Memorias de la Comisión del Mapa Geológico de España*, **3**: 1-405. Madrid.
- MALLADA, L. (1927).- Explicación del mapa Geológico de España. Tomo II: Devónico y Carbonífero. *Memorias del Instituto Geológico y Minero de España*, **2**: 1-415. Madrid.
- MALLADA, L. & CARBONELL, A. (1914).- Reseña de la cuenca hullera del Guadalbarvo. *Boletín IGME*, **34**, 231-256.
- MAMET, B. & MARTÍNEZ, C. (1981).- Late Viséan microfossils of the Las Caleras Bajas Limestone (Córdoba, Spain). *Rev. Española de Micropaleontología*, **13** (1): 105-118.
- MARTÍNEZ-CHACÓN, M.L. & LEGRAND-BLAIN, M. (1992).- Braquiópodos. En: RODRÍGUEZ, S., Ed.: *Coloquios de Paleontología*, **44**; 158-218. Madrid.
- MAS, J. R.; RODRÍGUEZ, S. (1990).- Cathodoluminescence as a tool in fosildiagenetic analyses of Late Paleozoic corals. *Comunicaciones de la reunión de Tafonomía y Fosilización*; Universidad Complutense de Madrid y Consejo Superior de Investigaciones Científicas: 211-219. Madrid.
- MCCOY, F. (1849).- On some new genera and species of Palaeozoic corals and Foraminifera. *Annals and magazine of natural history*. **3**: 1-20, 119-136.
- MENCHIKOFF, N. & HSÜ, T.Y. (1935).- Les polypiers Carbonifères du Sahara Occidental. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, **5** (5): 229-261.
- MICHELIN, J. L. (1847).- *Iconographie zoophytologique, description par localités et terrains des polypiers fossiles de France et pays environnants*. Paris: 1-348.
- MILNE-EDWARDS, H. & HAIME, J. (1850-1855).- A Monograph of the British Fossil Corals. *Palaeontographical Society Monographies*, I-LXXXV+1-322, pl. 1-72.
- MILNE-EDWARDS, H.; HAIME, J. (1851).- Monographie des polypiers fossiles des terrains paléozoïques. *Archives du Museum d'Histoire Naturelle*; **5**: 1-502. Paris.
- MONTANARO GALLITELLI, E. (1975).- Hexantiniaria, a new ordo of Zoantharia (Anthozoa, Coelenterata). *Boll. Soc. Paleont. Ital.*, **9** (1): 3-114.
- MOORE, R. C. & JEFFORDS, R. M. (1941).- New Permian corals from Kansas, Oklahoma and Texas. *Bulletin of the State Geological Survey of Kansas*; **38**(3): 65-120.

- MOORE, R. C. & JEFFORDS, R. M. (1945).- Description of Lower Pennsylvanian corals from Texas and adjacent states. *Publications of the University of Texas*; **4401**: 77-208.
- MORENO-EIRIS, E., PEREJÓN, A., RODRÍGUEZ, S. & FALCES, S. (1995).- *Field Trip D: Paleozoic Cnidaria and Porifera from Sierra Morena. VII International Symposium Fossil Cnidaria and Porifera*. PEREJÓN, A., Editor. 1-68.
- MUELAS, A. & SOUBRIER, J. (1977).- *Mapa Geológico de España a escala 1:50.000. Barcarrota*. IGME, 2ª Edición, Madrid.
- NAVARRO, E. & LACAZETTE, F. (1922).- Estudio de la cuenca carbonífera de Los Santos de Maimona (Badajoz). *Boletín del instituto geológico minero y metalurgico. Serie B: Geología Económica*; **63**: 17-31. Lima.
- NEUMAN, B.E.E. (1988).- Some aspects of life strategies of Early Paleozoic rugose corals. *Lethaia*, **8**: 97-114.
- ODRIOZOLA, J.M., PEÓN, A., VARGAS, I., GARROTE, A. & ARRIOLA, A. (1983).- *Mapa Geológico de España a escala 1:50.000. Hoja 854; Zafra*. I.G.M.E., segunda edición, Madrid.
- OEKENTORP, K. (1972).- Sekundär-Strukturen bei Paläozoischen Madreporaria. *Münsterische Forschung im Geologie und Paläontologie*; **24**: 35-108. Münster.
- OEKENTORP, K. (1974).- Microstructures of Paleozoic corals. *Drevnie Cnidaria*. SOKOLOV, B.S., Ed.; **1**: 14-19. Novosibirsk.
- OEKENTORP, K. (1984).- Aragonite and diagenesis in Permian corals. *Palaeotographica Americana* **54**: 282-292.
- OGILVIE, M.M. (1897).- Microscopic and systematic study of Madreporarian types of corals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. **187**:83-345.
- ORTUÑO, M. G. (1971).- Middle Westphalian strata in South-West Spain. *Compte Rendu VII International Carboniferous Congress*; **3**: 1275-1289.
- PALACIOS GONZÁLEZ, M.J., PALACIOS, T. & GÓMEZ VALENZUELA, J.M. (1988).- Trilobites y Goniatites de la Cuenca Carbonífera de Los Santos de Maimona: deducciones bioestratigráficas. *Geogaceta*, **8**: 66-67.
- PARRÁN, M. (1876).- Nota sobre la geología de la Cuenca de Belmez. *Boletín de la comisión del Mapa Geológico de España*. **3**:169-175.
- PASCUAL MARTINEZ, E. (1985).- El complejo anular del S. De Villaviciosa de Córdoba (Córdoba, España): datos petrológicos y geoquímicos y relaciones con otras rocas ígneas del area. *Temas Geológicos y Mineros*, **7**: 65-71.
- PÉREZ LORENTE, F. (1979).- *Geología de la Zona de Ossa Morena al norte de Córdoba*

(Pozoblanco-Belmez-Villaviciosa de Córdoba. Tesis Doctoral Universidad de Granada: 1-370. Granada.

- PINGITORE, N.E. JR. (1970).- Diagenesis of porosity modification in *Acropora palmata*, Pleistocene of Barbados, West Indies. *Journal of Sedimentary Petrology*, **40**: 712-721.
- PINGITORE, N.E. JR. (1976).- Vadose and phreatic diagenesis: processes, products, and their recognition in corals. *Journal of Sedimentary Petrology*, **46**: 985-1006.
- POTY, E. (1978).- La crissance de *Heterophyllia ornata*: un modèle pour l'ontogénie des Hétérocoralliaires.- *C.R. Acad. Sci. Paris*, **287**, serie D: 687,688.
- POTY, E. (1981).- Recherches sur les tetracoralliaires et les heterocoralliaires du Viséen de la Belgique. *Mededelingen rijks geologische dienst*, **35**(1): 1-161.
- PLUSQUELLEC, I. (1980).- Microstructure et mode de croissance de *Adradusia* BIRENHEIDE & SOTO, 1977 (Tétracorallaire, Dévonien). *Bulletin Société Géologique France*, **22**: 359-368.
- PLUSQUELLEC, I. & SEMENOFF TIAN-CHANSKY, P., 1972.- Révision de *Combophyllum osismorum* MILNE EDWARDS ET HAIME, 1850 (Tétracorallaire dévonien). *Bulletin du Museum National D'Histoire Naturelle* 3^e Serie, n^o 100: 411-460.
- PLUSQUELLEC, I. & TCHUDINOVA, I. (1976).- The microstructure of *Parastriatopora* SOKOLOV, 1949 (Siluro-Devonian Tabulata). *Annals Société Géologique du Nord*, **97**: 127-130.
- PLUSQUELLEC, I., TOURNEUR, F. & LAFUSTE, J. (1993).- *Saouraepora*, nouveau genre de Micheliniiidae (Tabulata) du Dévonien du Nord Gondwana et du Carbonifère d'Amérique du Nord. *Paleontographica Abt. A.*, **227** (1-3): 1-86.
- QUESADA, C. (1983).- El Carbonífero de Sierra Morena. In: C. Martínez Díaz (Ed.). *Carbonífero y Pérmico de España*: 243-278. Ministerio de Industria y Energía.
- QUESADA, C.; APALATEGUI, O.; EGUILUZ, L.; LIÑÁN, E. & PALACIOS, T. 1990.- Precambrian. In: *Pre-Mesozoic Geology of Iberia*. R.D. DALLMEYER & E. MARTÍNEZ GARCÍA (Eds.), pp. 252-258. Springer-Verlag, Berlin.
- QUESADA, C. & GARROTE, A. (1983).- *Carboniferous Geology of the Sierra Morena (Field Trip D)*. X.I.C.C., 1-106. I.G.M.E.
- QUESADA, C., ROBARDET, M. & GABALDÓN, V. (1990).- Synorogenic Phase (Upper Devonian-Carboniferous-Lower Permian). En: *Pre-Mesozoic Geology of Iberia* R.D. DALLMEYER & E. MARTÍNEZ GARCÍA Editores. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- RAMÍREZ COPEIRO, J., CASTELLÓ MONTORI, R. & ARMENGOT, J. (1973).- *Mapa Geológico de España a escala 1:50.000, hoja n^o 923, Córdoba*. I.G.M.E. 1^a edición, 2^a serie, Madrid.

- RAMÍREZ VIU, (1994).- *Estudio de los Corales rugosos del Carbonífero del sector del arroyo de la Juliana (Cuenca del Guadiato, Córdoba)*. Tesis de Licenciatura, Universidad Complutense de Madrid.
- RINKLEF, J. (1994).- *Fazieskontrolle bei Cyathaxonia-Faunen*. Dissertation Universität Tübingen; 1-204.
- RITCHER, D.K. (1972).- Authigenic quartz preserving skeletal material. *Sedimentology*, **19**: 211-218.
- RITTEL, J.F. & STANLEY, G.D.JR. (1993).- Enhanced skeletal details and diagenetic processes of Triassic corals revealed by cathodoluminescence. *Courier Forschung-Institut Senckenberg*, **164**: 339-346.
- ROBARDET, M., WEYANT, M., LAVEINE, J.P. & RACHEBOEUF, P. (1986).- Le Carbonifère inférieur du Synclinal du Cerron del Hornillo (province de Seville, Espagne). *Revue Paléobiologie*, **5** (1): 71-90.
- RODRÍGUEZ, S. (1983).- Aportaciones de los corales rugosos a la datación del Devónico y Carbonífero de Ossa Morena. *Temas Geológico Mineros*, **7**: 1-6. Madrid.
- RODRÍGUEZ, S. (1984).- *Corales rugosos del Carbonífero del Este de Asturias*. Tesis Doctoral Universidad Complutense de Madrid; **109/84**: 1-528.
- RODRÍGUEZ, S. (1989).- Lamellar microestructure in Paleozoic corals: origin and use in taxonomy. *Mem. Ass. Australas. Paleontols*, **8**: 157-168.
- RODRÍGUEZ, S. (Ed.) (1992).- Análisis paleontológico y sedimentológico de la cuenca carbonífera de Los Santos de Maimona (Badajoz); *Coloquios de Paleontología*, **44**: 1-303. Madrid.
- RODRÍGUEZ, S. & FALCES, S. (1992).- Corales Rugosos. En: RODRÍGUEZ, S., Ed.: *Coloquios de Paleontología*, **44**: 158-218. Madrid.
- RODRÍGUEZ, S.; ARRIBAS, M. E.; FALCES, S.; MORENO-EIRIS, E.; DE LA PEÑA, J. A. (1994).- The *Siphonodendron* Limestone of Los Santos de Maimona Basin: development of an extensive reef-flat during the Visean in Ossa-Morena, SW Spain. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **72**: 203-214. Frankfurt.
- RODRÍGUEZ, S.; CALVO-GONZÁLEZ, A.; CÓZAR, P.; FALCES, S. (1996).- Sucesiones carbonatadas de edad Namuriense en la banda central de la cuenca del Guadiato (Córdoba). En: T. PALACIOS & R. GOZALO (Eds.) *Comunicaciones. XII Jornadas de Paleontología*: 105-108. Badajoz.
- RODRÍGUEZ, S. & COMAS-RENGIFO, M.J. (1989).- Los Heterocorales del Carbonífero de Los Santos de Maimona (Badojoz, SW. de España). *Coloquios de Paleontología*, **42**: 61-81.

- RODRÍGUEZ, S.; COMAS-RENGIFO, M. J.; FALCES, S.; MARTÍNEZ CHACÓN, M. L.; MORENO-EIRIS, E.; PEREJÓN, A.; SÁNCHEZ, J. L. (1993).- Biostratigraphy of "Los Santos de Maimona" Lower Carboniferous basin, SW Spain. *Compte Rendu XII International Carboniferous Congress*; 2: 339-352. Buenos Aires.
- RODRÍGUEZ, S.; FALCES, S. (1994).- Coral distribution patterns at "Los Santos de Maimona" Lower Carboniferous basin (Badajoz, SW Spain). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 72: 193-202. Frankfurt.
- RODRÍGUEZ, S.; FALCES, S. (1996).- Los corales rugosos del Carbonífero de Ossa Morena: Estado actual de los conocimientos. *Revista Española de Paleontología*; N^º Ext.: 97-102. Madrid.
- RODRÍGUEZ, S.; FALCES, S.; CÓZAR, P. (1997).- Development of dissepimented rugose corals in Moscovian soft bottom environments at Ribadesella (Asturias, NW Spain). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*; 92(1-4): 209-223. Madrid.
- RODRÍGUEZ, S.; KULLMANN, J. (1990).- Hornförmige Einzelkorallen (Rugosa) aus spätoberkarbonischen flachwasser-ablagerungen des Kantabrischen Gebirges (Nordspanien). *Palaeontographica (Abteilungen)*; 210(1-3): 19-40.
- RODRÍGUEZ, S. & KULLMANN, J. (in Press) Rugose Corals from the upper member of the Picos de Europa Formation (Moscovian, Cantabrian Mountains, NW Spain). *Palaeontographica*
- ROSSO DE LUNA, I. & HERNÁNDEZ PACHECO, E. (1955).- *Mapa Geológico de España a escala 1:50.000. Explicación de la hoja nº54 (Zafra)*. Instituto Geológico y Minero de España, 1-142 Madrid.
- RONIEWICZ, E. & MORYCOWA, E. (1989).- Triassic scleractinia and the triassic-Liasic boudary. *Mem. Ass. Australas. Paleontols.* 8: 347-354.
- RONIEWICZ, E. & MORYCOWA, E. (1993).- Evolution of Scleractinia in the ligh of microstructural data. *Courier Forschung Institut Senckenberg*, 164: 233-240.
- ROZKOWSKA, M. (1969).- Famennian tetracoralloid and heterocoralloid fauna from the Holy Cross Mountains (Poland). *Acta Palaeont. Polon.* 14: 3-187.
- SALEÉ, A. (1910).- Contribution à l'étude des polypiers du calcaire Carbonifère de la Belgique. Le genre *Caninia*. *Nouv. Mém. Soc. Belgique, Géol. Paleont. Hydr.*, 4 (3): 3-62.
- SÁNCHEZ, J.L. (1988).- *Estudio paleontológico (Foraminiférida) y estratigráfico de los materiales carbonatados de la Cuenca Carbonífera de los Santos de Maimona (Badajoz)*. Tesis de Licenciatura (inérita). 1-170.
- SÁNCHEZ, J. L.; COMAS-RENGIFO, M. J.; RODRÍGUEZ, S. (1988).- Estudio estratigráfico de los materiales carbonatados del Carbonífero de Los Santos de Maimona (Badajoz, SO de

- España). *II Congreso Geológico de España, Comunicaciones*; 1: 197-200. Granada.
- SÁNCHEZ, J. L.; COMAS-RENGIFO, M. J.; RODRÍGUEZ, S. (1991).- Foraminíferos del Carbonífero inferior de Los Santos de Maimona (Badajoz, SO de España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Geológica*; **86**(1-4): 101-147. Madrid.
- SANDBERG, P.A. (1983).- An oscillating trend in Phanerozoic non-skeletal carbonate mineralogy. *Nature*, **305**: 19-22.
- SANDBERG, P. A. (1984).- Recognition criteria for calcified skeletal and nonskeletal aragonites. *Palaeontographica Americana*; **54**: 272-281. Washington.
- SANDBERG, P.A. (1985).- Aragonite cements and their occurrence in ancient limestones. En: SCHNEIDERMAN, N & HARRIS, P.M. (Eds.) *Carbonate Cements*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists. Special publication 37.
- SANDO, W. J. (1961).- Morphology and ontogeny of *Ankhelesma*, a new Mississippian coral genus. *Journal of Paleontology*; **35**(1): 65-81. Kansas.
- SANDO, W.J. (1972).- The identity and significance of *Menophyllum ulrichanum* Girty. *Journal of Paleontology*, **46** (1): 58-61.
- SANDO, W. J. (1974).- Checklist of North American Late Paleozoic corals species (Coelenterata, Anthozoa). *Geological Survey Bulletin*; **1387**: 1-36. Ottawa.
- SANDO, W.J. (1984).- Significance of epibionts on horn corals from the Chaiman Shale (Upper Mississippian) of Utah. *Journal of Paleontology*, **58** (1): 185-196.
- SANDO, W.J. (1993).- Late Paleozoic coral research: past, present and future. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **164**: 21-36.
- SANDO, W.J. & BAMBER, E.W. (1985).- Coral zonation of the Mississippian System in the Western Interior Province of North America. *U.S. Geological Survey, Professional paper 1334*: 61pags.
- SANDO, W.J., BAMBER, E.W. & RICHARDS, B.C. (1991).- The rugose coral *Ankhelesma*: Index to Visean (Lower Carboniferous) shelf margin in the Western Interior of North America. *USGS bulletin 1895b*, 29pag.
- SANTISTEBAN-NAVARRO, J.I., ALONSO-GAVILÁN, G. & DABRIO, C.J. (1990).- Sedimentación de plataforma durante el Carbonífero inferior (Formación Terena) en el área de Santa Olalla de Cala (Huelva, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **85**(1-4): 83-100
- SAVAZZI, E. (1982).- Commensalism between a boring mytilid bivalve and a soft bottom coral in the Upper Eocene of Northern Italy. *Paläontol. Zeitschr.*, **56** (3-4): 165-175.

- SCHEFFEN, W. (1933).- Die *Zoantharia rugosa* des Silurs auf Ringerike im Oslogebiet. *Skrift. Norske Vidensk. Akad. Oslo*. 2(5): 1-64.
- SCHINDEWOLF, O. H. (1938).- Zur Kenntniss der Gattung *Zaphrentis* (Anthozoa, Tetrakorallia) und der sogenannten Zaphrentiden des Karbons. *Jahrbuch der Preussische geologische Landesanstalt*, 58: 439-454. Berlin.
- SCHINDEWOLF, O. H. (1941).- Zur Kenntnis der Heterophylliden, einer eigentümlichen paläozoischen Korallengruppe. *Palaeontologische Zeitschrift*, 22: 213-306. Stuttgart.
- SCHINDEWOLF, O. H. (1942).- Zur Kenntnis der Polycuelien und Plerophyllen. Eine Studie über ihre Beziehungen zu den "Madreporarien". *Abhandlungen der Reichsanstalt Bodenf.*, 204: 5-324.
- SCHOUPPE, A. V. & STACUL, P. (1955).- Die Genera *Verbeekiella* Penecke, *Timorphyllum* Gerth, *Wannerophyllum* n. gen., *Lophophyllum* Grabau aus dem Perm von Timor. *Palaeontographica (Abteilungen)*, 5(3): 95-196.
- SCHOUPPE, A. V. & STACUL, P. (1959).- Die fossile der Pterocorallia, ihre morphogenetische und taxonomische Bedeutung. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 108 (1): 24-46. Stuttgart.
- SCHOUPPE, A. V.; STACUL, P. (1966).- Morphogenese und Bau des Skelettes der Pterocorallia. *Palaeontographica (Abteilungen)*, 11: 3-186.
- SEILACHER, A. (1984).- Constructional morphology of bivalves: evolutionary pathways in primary versus secondary soft-bottom dwellers. *Paleontology* 27: 207-237.
- SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, P. (1974a).- Recherches sur les Tétracoralliaires du Carbonifère du Sahara Occidental. *Editions du Centre Nationale de la Recherche Scientifique, Ser. 6, Science de la Terre*, 30: 1-316. Paris.
- SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, P. (1974b).- Données nouvelles sur la microstructure de certains tetracoralliaires. *Drevnie Cnidaria*, 1: 132-144. Novosibirsk.
- SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, P. (1984).- Microstructure of *Siphonodendron* (Lithostrotionidae). *Palaeontographica Americana*, 54: 489-500. Washington.
- SEMENOFF TIAN-CHANSKY, P. (1985).- "Corals". En: CARLOS MARTÍNEZ DÍAZ (Editor), *The Carboniferous of the World* (Tomo II, capítulo sobre el Norte de África), páginas 374-381. Publicación I.U.G.S. nº 80 (publicado conjuntamente por el I.G.M.E. y por ADARO).
- SEMENOFF TIAN-CHANSKY, P. & GUILLAUME, M. (1994).- Semi-daily growth bands in *Bothrophyllum* (?) *proteum* (Rugosa, Upper Carboniferous). *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 172: 215-222.

- SIMANCAS, J.F. 1985.- Estudio estratigráfico de la cuenca del Viar. *Temas Geológico-mineros*, 7: 7-17.
- SIMPSON, G. B. (1900).- Preliminary description of new genera of Palaeozoic rugose corals. *Bulletin of the New York State Museum*, 8/39: 199-222. New York.
- SORAU, J.E. (1971).- Microestructure in the exoskeleton of some Rugosa (Coelenterata). *Palaeontology*, 45 (1): 23-32, 3 láminas.
- SORAU, J.E. (1972).- Skeletal Microstructure and microarchitecture in scleractinia (Coelenterata). *Paleontology*, 15 (1): 88-107, láminas 11-23.
- SORAU, J. E. (1977).- Microstructure and magnesium content in *Lophophyllidium* from the Lower Pennsylvanian of Kentucky. *Journal of Paleontology*, 51(1): 150-160. Kansas.
- SORAU, J. E. (1978).- Original structure and composition of Permian rugose and Triassic scleractinian corals. *Palaeontology*, 21(2): 321-339. London.
- SORAU, J. E. (1984).- Upper Permian corals from Timor and diagenesis. *Palaeontographica Americana*, 54: 294-302. Washington.
- SORAU, J. E. (1993).- The coral skeleton: analogy and comparisons, Scleractinia, Rugosa and Tabulata. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 164: 63-70. Frankfurt.
- SORAU, J.E. (1997).- Geochemical signature of incremental growth and diagenesis of skeletal structure in *Tabulophyllum traversensis* WINCHELL 1886). *Boletín de la Real Academia Española de Historia Natural (Sección de Geología)*, 92 (1-4): 77-86.
- SOSHKINA, E. (1925).- Les coraux du Permien inférieur (étage d'Artinsk) du versant occidental de l'Oural. *Bulletin de la Société de Naturalistes de Moscou*, 33(3): 76-102. Moscú.
- SOSHKINA, E. D. (1928).- Nizhnepermskie (artinskie) koralli zapadnogo sklona Severnogo Urala. *Biologiya Moskovskoe obshchestvo ispitatelei prirodi*, 36,(3-4): 339-392. Moscú.
- SOSHKINA, T., DOBROLYUBOVA, T. & PORFIRIEV, G. (1941).- The Permian rugose corals of the European part of the USSR. En: *Paleontology of USSR*, volumen 5, parte 3, fascículo 1, 285 páginas, editado por Academia Scienc. of USSR Press, Moscow.
- SPEYER, E. & BRETT, C. (1991).- Taphofacies controls: Backgrounds and Episodic Processes in Fossil Assemblage Preservation. En: *Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil Record*, vol. 9 de *Topics in Geobiology*, editado por PETER ALLISON & DEREK BRIGGS, Plenum Press, New York.
- STUCKENBERG, A. A. (1895).- Koralli i mshanki kamennougolnij otlodzhennii Urala i Timana. *Trudy Geologicheskii Komite*, 3: 3-178.
- SUTHERLAND, P. K. (1958).- Carboniferous stratigraphy and rugose coral faunas of Northeastern

British Columbia. *Geological survey of Canada memoir*, **295**: 1-108. Ottawa.

THOMSON, J. (1981).- On the genus *Alveolites*, *Amplexus* and *Zaphrentis* from the Carboniferous System of Scotland. *Proceedings of the Royal Philosophical Society of Glasgow*, **13**: 194-237. Glasgow.

THOMSON, J. (1883).- On the development and generic relation of the corals of the Carboniferous system of Scotland. *Proceedings of the Royal Philosophical Society of Glasgow*, **14**: 296-502. Glasgow.

TOURNEUR, F.; LAFUSTE, J. G. (1991).- Précisions sur la structure et la microstructure de *Roemeria bohémica* POCTA 1902, espèce-type du genre *Roemeripora* KRAICZ 1934 (Tabulata, Dévonien inférieur de Bohême). *Palaontologisches Zeitschrift*, **65**(1/2): 77-103, 12 fig.. Stuttgart.

TOURNEUR, F. & LAFUSTE, J. (1993).- Révision de *Bainbridgia typicalis* BALL, 1933, espèce-type du genre *Bainbridgia* BALL, 1933 (Tabulata, Auloporida; Dévonien inférieur du Missouri, Etats-Unis). *Geologica et Palaeontologica*, **27**: 123-139.

TOURNEUR, F.; LAFUSTE, J. G.; PLUSQUELLEC, Y. (1989).- Structure et microstructure de *Michelinia rectotabulata* VASSILJUK 1960 (Tabulata, Serpukhovien du bassin du Donetz, U.R.S.S.). *Bulletin de la société belge de géologie*, **98**(3/4): 443-451. Bruxelles.

TOURNEUR, F.; LAFUSTE, J. G.; PLUSQUELLEC, Y. (1993).- *Trachipsammia* GERTH, 1921 (Cnidaria, Permian): new data on the structure and microstructure. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **13**: 1-81. Frankfurt.

TOURNEUR, F. & PLUSQUELLEC, Y. (1992).- Révision des Tabulés carbonifères du Sahara occidental décrits par STACHE en 1883. *Geologica et Palaeontologica* **26**: 29-33.

TUCKER, M.E. (1991).- Sedimentary Petrology (An Introduction to the Origin of Sedimentary Rocks). *Blackwell Scientific publications, Oxford*. 260 pp.

VALENZUELA, J.M., PALACIOS, T. & PALACIOS-GONZÁLEZ, M.J. (1990).- Aspectos paleoecológicos de la cuenca de los Santos de Maimona: acritarcos y esporas. *Geogaceta*, **8**: 118-121.

VAUGHAN, A. (1906).- The Carboniferous rocks of Rush (County Dublin) with an account of the faunal succession and correlation. *Quarterly Journal of the Geological Society*, **62**: 275-323.

VAUGHAN, A. (1908).- Account of the faunal succession and correlation. En: C.A. MATLEY, Ed. The Carboniferous rocks at Loughshinny (County Dublin). *Geological Society London Quarterly Journal*, **71**: 413-474.

VOYNOVSKY-KRIEGER, K. G. (1934).- Niznekamennougolnie koralli iz okrestnostei

- Arjangelskogo zavona na zapadnov sklone Yuzhnogo Urala. *Trudy Vsesoyuznoe Geologo-Razvedochnoe obiedinenie*; **107**: 3-45.
- VUILLEMIN C. (1986).- *Les Tétracorallaires (rugosa) du Carbinifère inférieur du Massif Armoricaïn (France)*. Thèse en Sciences de la Terre, Université de Rennes, I, 198 pags.
- WAGNER, R.H. & JURADO, J. (1988).- Geología de la cuenca Carbinífera de Peñarroya y exploración de antracitas escondidas en un lentejón tectónico. *VIII Congreso Internacional de Minería y Metalurgia, Oviedo (Asturias)*, **16** (12): 225-249.
- WAGNER, R.H., COQUEL, R. & BROUTIN, J. (1983).- Mississippian floras of the Sierra morena, S.W. Spain: a progress report. In: M.J.L. SOUSA (ed.). *Contributions to the Carboniferous Geology and palaeontology of the Iberian Peninsula*. 101-126.
- WANG, H.C. (1950).- Arevision of the Zoantharia Rugosa in the light of their minute skeletal structures. *Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B.*, **234**: 175-246.
- WEBB, G. E. (1990).- Lower Carboniferous coral fauna of the Rockhampton Group, east-central Queensland. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*; **10**: 1-167. Brisbane.
- WEISFLOG, D.J. (1963).- Stratigraphie des unterkarbons in der Mulde von Belmez-Vacar (Provinz Córdoba, Spanien). *Tesis, Univ. Heildelberg*: 158 pp.
- WENDT, J. (1990).- Coral and coralline sponges. En: *Skeletal Biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends (vol. 1)* J.G. CARTER Edit.: 45-66. Van Nostrand Reinhold, New York.
- WEYER, D. (1965).- Über *Amplexus zaphrentiformis* WHITE, 1876 (Pterocorallia, Oberkarbon, Pennsylvanian). *Geologie*; **14**(4): 449-463. Berlin.
- WEYER, D. (1970).- Middle Tournaisian rugose coral *Zaphrentis delepini* VAUGHAN, 1915. *Bulletin de la société belge de géologie, de paléontologie et d'hydrologie*; **79**(1): 55-83. Bruxelles.
- WEYER, D. (1972a).- Rugosa (anthozoa) mit biformen Tabularium. *Jahrbuch von Geologie*; **4**: 439-463. Berlin.
- WEYER, D. (1972b).- Korallenfunde aus dem Kohlenkalk des Morvan (Zentralfrankreich). *Jahrbuch für Geologie*, Bd (4): 465-475.
- WEYER, D. (1973a).- Über *Rhopalolasma* HUDSON, 1936 (Anthozoa, Rugosa, Karbon). *Palaeontologische Abhandlungen*; **4**(4): 675-681. Berlin.
- WEYER, D. (1973b).- *Drewerelasma* ein neues Rugosa Genus aus der *Gattendorfia* -Stufe (Unterkarbon) des Rheinischen Schiefergebirges. *Zeitschrift der Deutsche Geologische Gesellschaft*; **1**(8): 975-980. Berlin.

- WEYER, D. (1975).- Zur taxonomie der Antiphyllinae ILJINA 1970. *Zeitschrift der Deutsche Geologische Gesellschaft*, **3**(6): 755-775. Berlin.
- WEYER, D. (1981).- Korallen-Funde im Kulmkalk des Iberg - Winterberger Riffmassivs (Oberharz). *Abhandlungen und Berichte für Naturkunde und Vorgeschichte*, **12**(4): 55-64. Magdeburgo.
- WEYER, D. (1994).- Korallen im Untertournai-Profil von Drewer (Rheinisches Schiefergebirge). *Geologie und Palaeontologie Westfalens*, **29**: 177-221. Münster.
- WHITE, C.A. (1876).- Report on the geology of the Eastern portion of the Uinta Mountains and a region of country adjacent thereto; invertebrate paleontology of the Plateau province. *U.S. Geol. Surv.* **153**, 653 pag., Wasing
- WILLIAMS, A. (1968a).- Significance of the structure of the brachiopod periostracum. *Nature* **218** (nº **5141**): 551-554.
- WILLIAMS, A. (1968b).- A history of skeletal secretion among articulate brachiopods. *Lethaia*, **1**: 268-287.
- WILMORE, A. (1910).- On the Carboniferous Limestone of the Craven Fault etc. *Quarterly journal of the Geological Society*, **66**:539-585
- YABE, H.; SUGIYAMA, T. (1939).- Discovery of *Hexaphyllia* in the Lower Carboniferous of Japan. *Journal of the Geological Society of Japan*, **46**: 499-502.
- YÜ, CH. & OEKENTORP, K. (1983).- Electron microscopic study on the microstructure of the Silurian *Ketophyllum djupviki* WEDEKIND, 1927 (Rugosa). *Neues Jahrbuch für Geologie un. Paläontologie Monatshefte*, **1983 H-9**: 561-575.
- ZHURAVLEV, A. YU., DEBRENNE, F. & LAFUSTE, J. (1993).- Early Cambrian microstructural diversification of Cnidaria. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **164**: 365-372.

Lámina I

Figuras A y B.- fotografías de LU tomadas en el ejemplar de SSE/10 pertenecientes a una especie aún no descrita de coral colonial con disepimientos probablemente perteneciente al género *Aulina*. En A observamos cortes perpendiculares a la dirección principal de acreción de los jet d'au individualizados en el disepimentario; el grado de organización interna de los mismos es alto como se deduce de la observación de la cruz de extinción recta en cada uno de ellos (Barra de escala, 0,25mm). En B, observamos una toma en corte longitudinal y cómo se diferencian verticalmente estos elementos microestructurales (Barra de escala, 0,5mm).

Figura C.- Corte también perpendicular a los jet d'au incipientes, abiertos en la lámina media del ejemplar SSE/18-4, perteneciente a *Rylstonia* cf. *benecompecta*. Al contrario que en el caso de las figuras A y B, la organización interna es en este caso mucho menor, sin desarrollo de cruz de extinción. Barra de escala, 50 micras.

Figuras D y E.- Ambas fotografías muestran dos aspectos diferentes de los fascículos de eje en el ejemplar SSE/18-125 perteneciente quizás al género de solitario con disepimientos *Auloclisia*. En E observamos un corte transversal en una zona engrosada de los septos. Como podemos observar no aparece más que una fase de secreción (septo continuo) y sin embargo en parte de la zona axial se desarrollan fascículos de eje (visibles por las impurezas que los remarcan, barra de escala, 0,25 mm.). En D, que corresponde a un detalle de la columnilla axial, observamos el desarrollo de fascículos de eje aislados, indicándonos que desarrollo de fascículos de eje y secreción de diferentes fases (meso-estereoplasma) son procesos independientes, barra de escala: 0,25 mm.

Figura F.- Detalle de la estructura interna de dos fascículos de eje (ejemplar LAI-95, holotipo de *Cania griffithoides*). Obsérvese que los contactos entre los elementos fibrosos son difusos pero interpenetrados (à bosselures), y no se observan planos de simetría ni centros de calcificación. Barra de escala 20 micras.

Figuras G y H.- Aspectos característicos de septos con LMN completa (ejemplar LPI/3-1, perteneciente a *Claviphyllum? sandoi*). En H observamos el aspecto en lámina delgada convencional de un septo tripartito, con estereoplasma en dos fases, una interna lamelar en diedro y otra externa fibronormal y con base septal "clavada" en la muralla externa lamelar en zig-zag (obsérvese el oscurecimiento por "contaminación alrededor de los huecos interseptales en los que se ha recristalizado la matriz, barra de escala, 0,5mm). En G observamos el aspecto de la LMN en el MEB y su aspecto de cremallera, con elementos granulares en la zona central y de tendencia fibrosa a los lados, todos ellos incluidos en la "línea negra" observable en lámina convencional. Además observamos el comienzo del tejido lamelar que surge lateralmente en forma de diedro., Barra de escala 10 micras.

Figura I.- Detalle de un septo con desarrollo de LMN que en este caso está sufriendo procesos de subdivisión y trabeculización verdaderos, muy diferentes de los procesos observados en los septos continuos de las figuras previas (detalle del ejemplar SC/3-19, perteneciente a *Rylstonia densa*). Barra de escala, 0,25 mm.

Figura J.- Aspecto de apertura avanzada en un septo que en secciones inferiores es tripartito. Podemos observar que el mesoplasma abierto desarrolla estructura en jet d'au, aunque lateralmente produce dominios discordantes de elementos fibrosos, que en la base del septo son fibronormales. En dichas bases septales aún perdura algo de la LMN y también parte de la capa lamelar en diedro (sección con nícoles semicruzados del ejemplar SSE/15-2, forma algo anómala incluida en el plexo de *Soschkinophyllum? rodriguezi*). Barra de escala, 0,5 mm.

Figuras K1 y K2.- Dos aspectos de los septos fibronormales de *Claviphyllum? sandoi* (ejemplar LAI-40). En K1 se observa una toma con luz reflejada que nos muestra el trazado de las líneas de crecimiento (barra de escala, 0,25 mm.) y en K2 (luz mezclada, reflejada y transmitida) su relación con el desarrollo de los "stirn-zone", barra de escala, 0,12 mm..

Figura L.- Corte longitudinal tangencial a la muralla externa del ejemplar LP2/8-97 perteneciente a *Amplexiphrantia? hispanica*. En esta toma se observa la estructuración lamelar en "caja de huevos" típica de los estadios adultos de este grupo, que se asocian también a procesos de crenulación. Barra de escala, 0,25 mm.

Figura M.- Detalle del aspecto en lámina delgada convencional de una zona crenulada en el cáliz del ejemplar LP2/8-11 perteneciente al plexo de *Convexiphyllum pilitense*, en donde observamos bordes externos ondulados, apreciándose una reorganización interna de la microestructura (producción de dominios de segundo orden). Barra de escala, 0,5 mm.

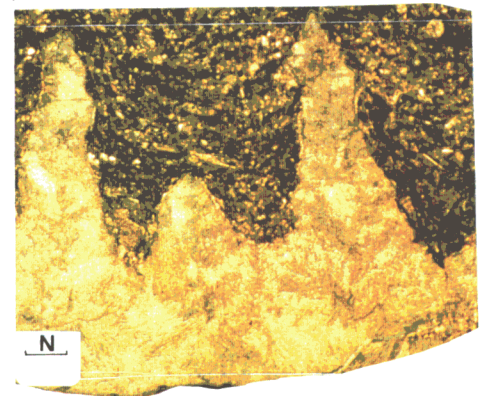
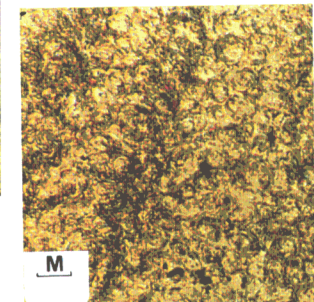
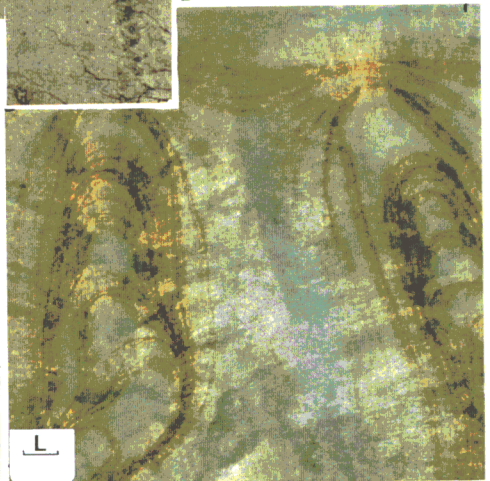
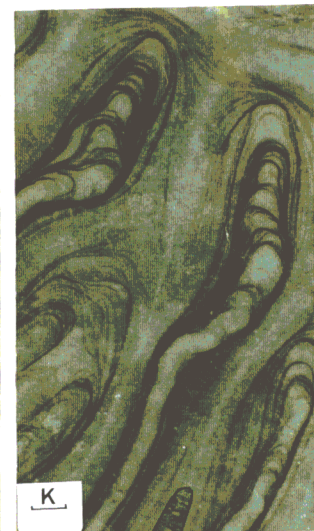
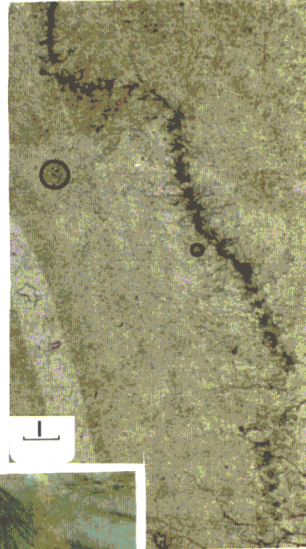
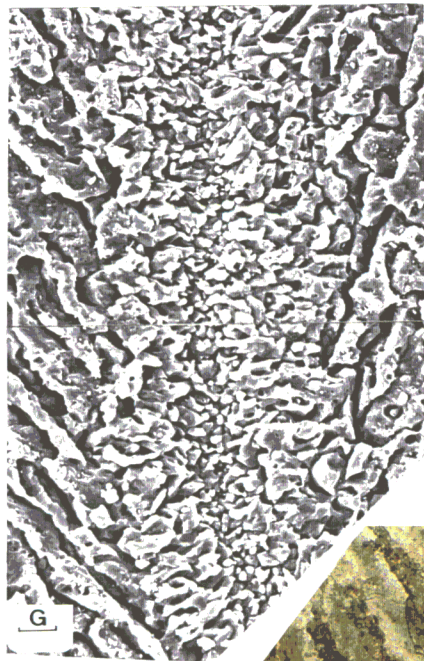
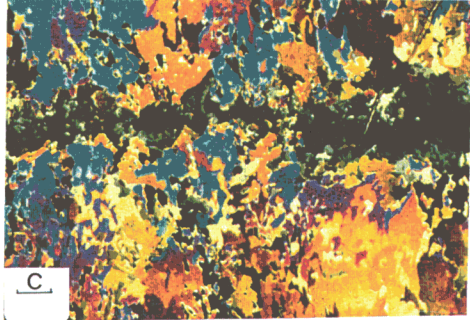
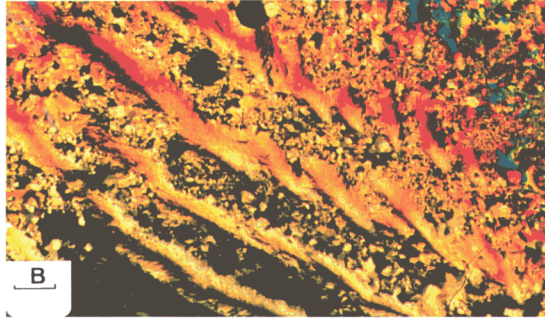
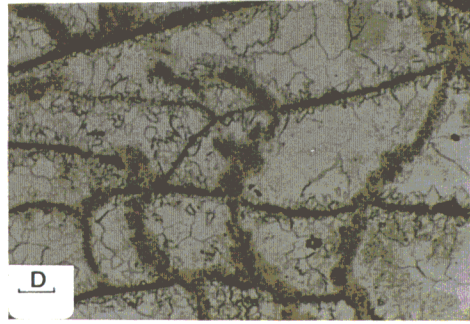
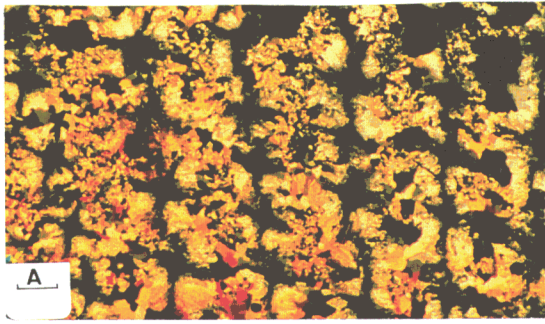


Lámina II

Fotografías del género *Cyathaxonia* (morfología interna). La barra de escala en todas las secciones indica 1mm).-

-*C. cornu*;

Fig. 1a-b.- ejem. COU2-13.

Fig. 2.- ejem. SSE/15-10.

Fig. 3.- ejem. SSE/14"-21.

Fig. 4.- ejem. SSE/10-43.

Fig 5.- ejem. VLF-3.

-*C. rushiana* (forma lamelar):

Fig. 6a-c.- ejem. LP2/10-2.

Fig. 7a-b.- ejem. LP2/9-4.

Fig. 8.- ejem. LP2/8-77.

Fig. 9.- ejem. LP2/8-45.

Fig 10a-c.- ejem LP1/7-57.

Fig. 11.- ejem. MO4-2.

-*C. rushiana* (forma fibrosa):

Fig. 12.- ejem. SSE/14"-32

Fig. 13a-b.- ejem. SSE/14"-33.

-*Cyathaxonia* spp.:

Fig. 14.- ejem. SSE/18-40.

Fig. 15.- ejem. SSE/18-43.

Fig. 16.- ejem. SSE/10-38.

Fig. 17a-b.- ejem. SSE/10-39.

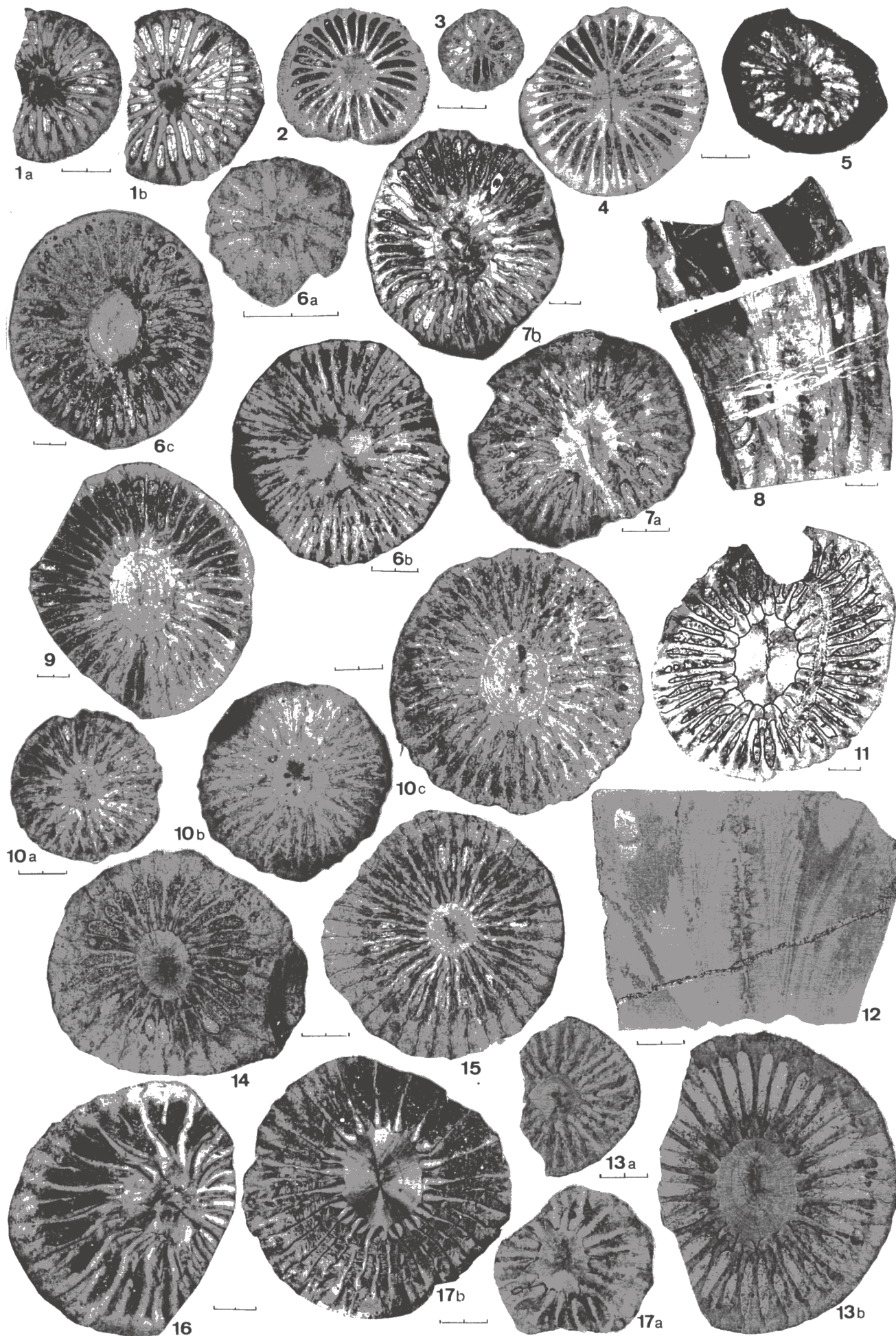


Lámina III

Fotografías de microestructura del género *Cyathaxonia*.-

Fig. A.- Ejem. COU2-13 (*C. cornu*). Lámina ultrafina donde se observa el aspecto general de la microestructura aterciopelada o microfibrosa. Nótese también las silicificaciones; de borde alrededor de la muralla externa y ehuedral cerca de la columnilla. Barra de escala 0,5 mm.

Fig. B.- Ejem. LP2/8-47 (*C. rushiana* forma lamelar). Lámina ultrafina en un corte por debajo de la base del cáliz. Barra de escala 0,5 mm.

Fig. C.- Ejem. COU2-9 (*C. rushiana* grupo de formas intermedias). Lámina convencional. Obsérvese el gran desarrollo de los bandeados en la columnilla cilíndrica y en los capuchones axiales. Barra de escala, 0,5 mm.

Fig. D.- Ejem. SSE/14"-32 (*C. rushiana* var. fibrosa). Lámina ultrafina en la base del cáliz. Barra de escala, 0,5 mm.

Fig. E.- Ejem. COU2-23 (*C. rushiana* grupo de formas intermedias). Detalle de la estructura bandeada de la columnilla observado en el microscopio electrónico. Barra de escala, 50 micras.

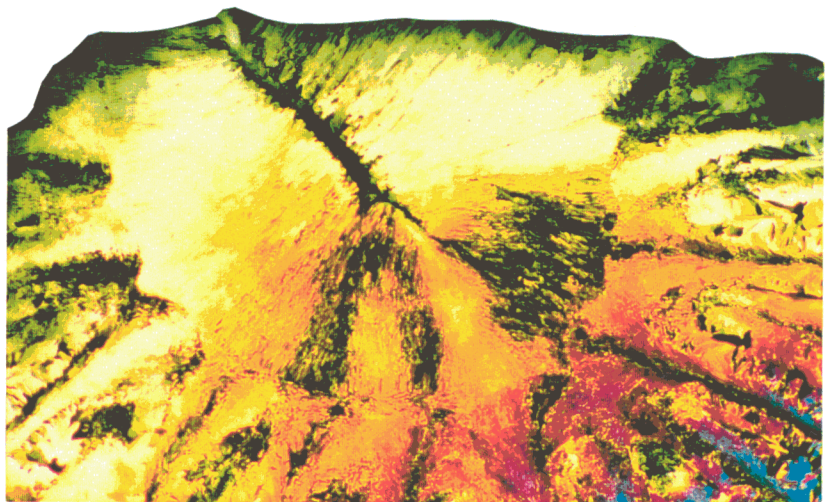
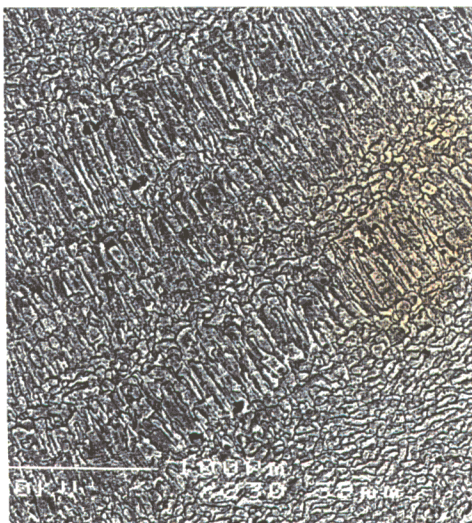
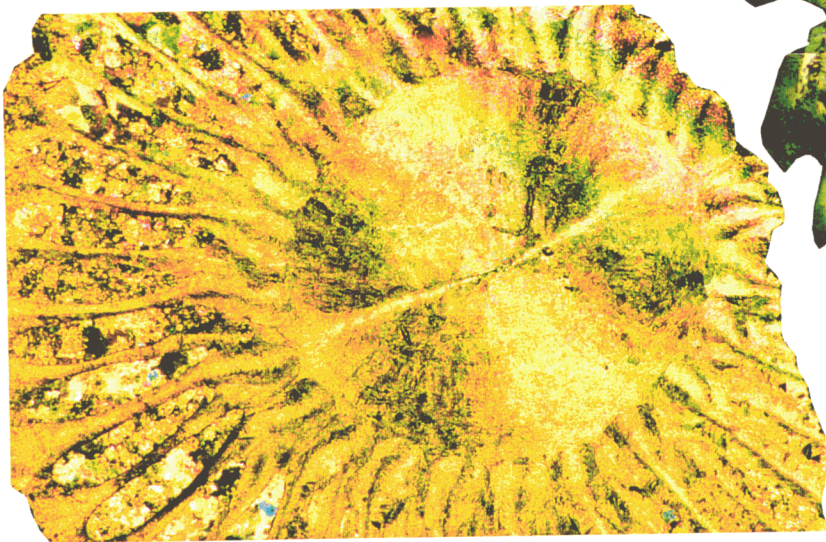
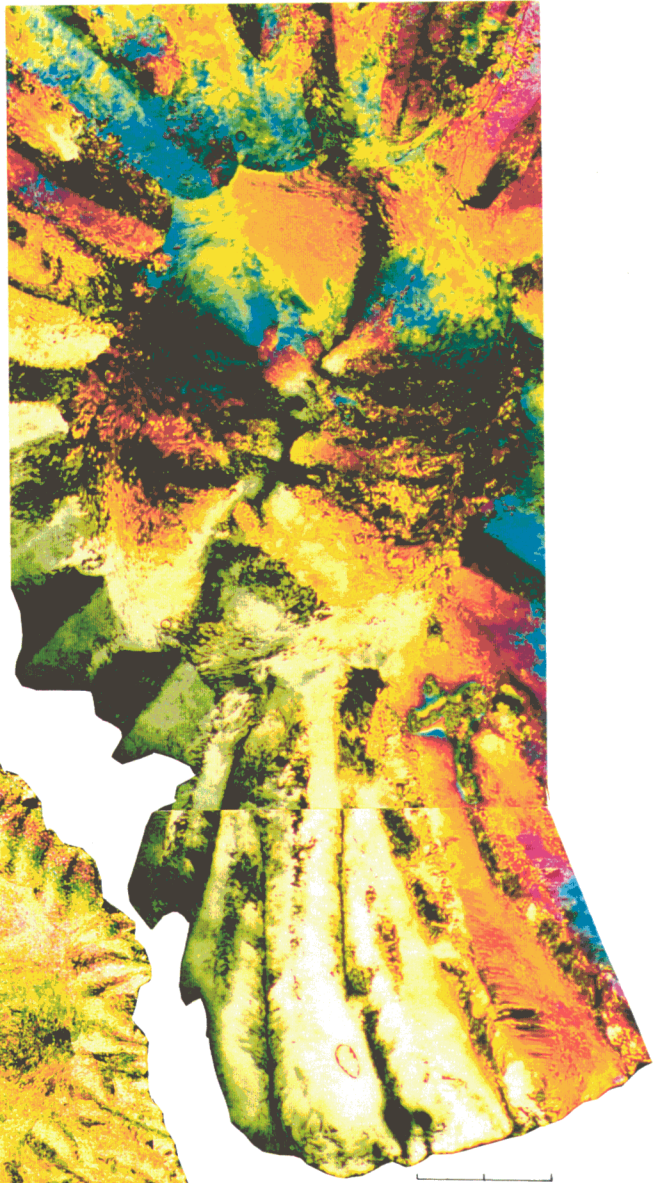


Lámina IV

Morfología interna en el género *Cania* (barra de escala en todos los ejemplares, 1 mm.).-

**Cania griffithoides*:

1a-b.- LAI-95 (Holotipo).

2.- LAI-50 (ejemplar amplexoide gigante).

3a-c.- LAIII/4-?(ejemplar amplexoide enano).

4a-b.- LAII/4-10 (ejemplar juvenil).

5a-b.- LAI-44 (ejemplar de desarrollo irregular de las aperturas).

6a-b.- CA/53-2 (desarrollo irregular, apertura sin retirada amplexoide, septos muy continuos).

7a-b.- LAI-68 (desarrollo amplexoide típico).

* *Cania simplex*:

8a-d.- SSE/18-28 (Holotipo, obsérvese el gran desarrollo de los fascículos de eje y el crecimiento patológico de un metasepto cardinal que da la sensación de formar una columnilla).

9a-c.- SSE/18-7 (tanto en este como en el anterior es típico el relleno fino más arcilloso no observado en los cálices de *C. pinnata*, por ejemplo SSE/10-30).

10a-b.- SSE/18-9.

* *Cania pinnata*:

11a-b.- SSE/10-24 (Holotipo).

12.- SSE/10-31 (obsérvese cómo el ejemplar ha crecido sobre los restos de una *Cyatahoxonia* ver discusión en el texto).

13a-b.- SSE/10-30.

14.- SSE/24-10 (*Cania simplex* hacia *C. pinnata*).

**Cania* sp. 1 (sp. nov.):

15a-b.- SSE/24-1 (forma amplexoide).

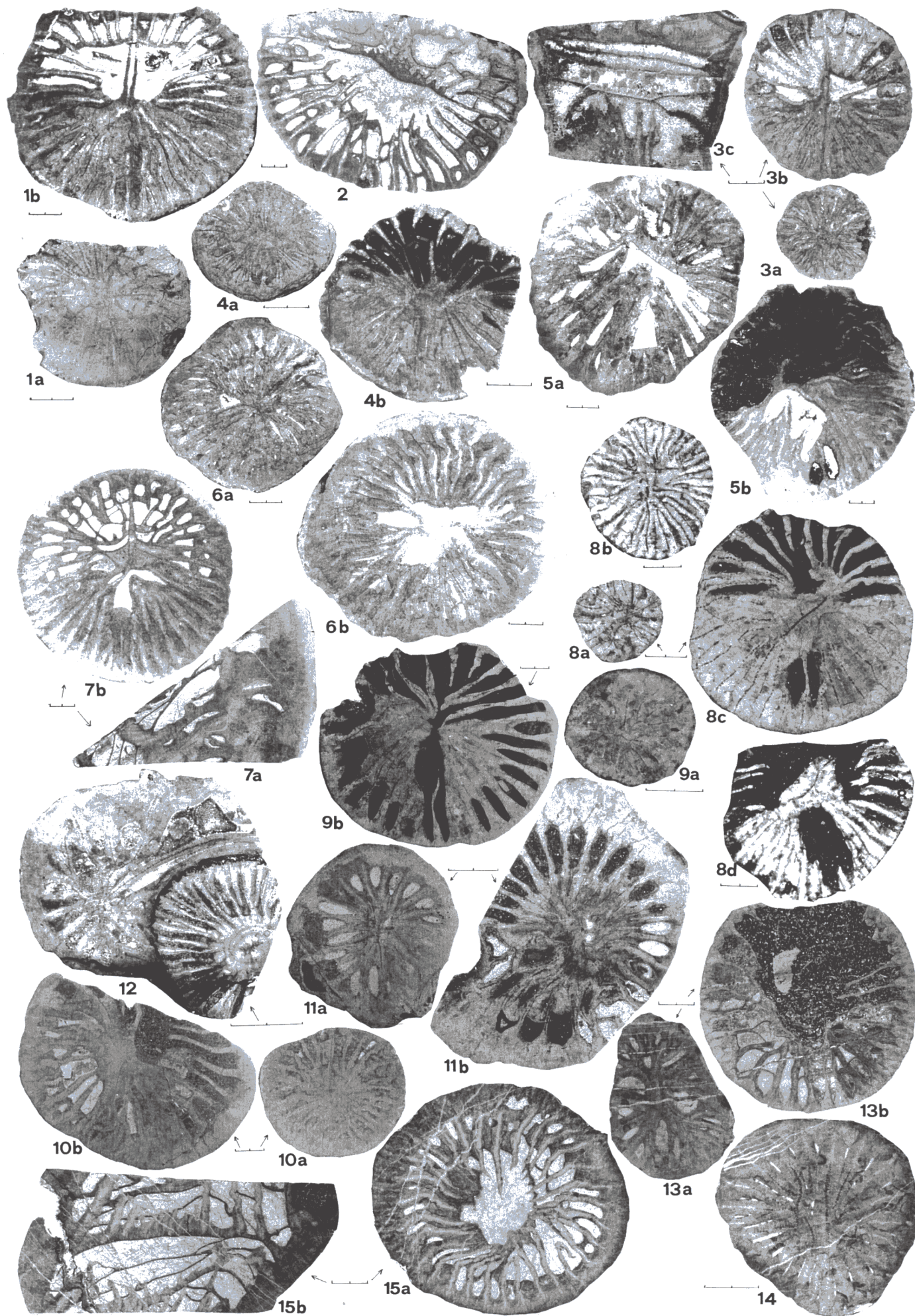


Lámina V

Morfología interna del género *Cania* (barra de escala en todos los ejemplares, 1mm.).-

**Cania griffithoides*:

1.- SANaa-4.

* *Cania pseudoheterophyllia* (forma A):

2.- LP2/8-8.

3a-b.- LP2/8-55 (aspecto típico de la apertura axial y de la microestructura continua).

4.- LP2/8-32 (obsérvese los fascículos de eje y la escasísima diferenciación del mesoplasma).

5a-b.- SANba-21 (intermedia hacia forma B).

* *Cania pseudoheterophyllia* (forma B):

6.- SANaa-37 (aspecto típico de los mesoplasmas vermiculares).

7a-c.- LAII/4-17

* *Cania simplex*:

8.- SSE/13-2 (ejemplar gigante con microestructura cercana a la de *C. griffithoides* y sin ningún desarrollo amplexoide).

9a-b.- SSE/10-49 (hacia *C. pinnata*)

* *Cania pinnata*:

10a-b.- SSE/10-55.

11.- SSE/14'-3.

12.- SSE/14'-22 (*Cania* sp.1, obsérvese el segundo ejemplar en la parte superior, adaptado al más grande, que a su vez está adaptado a una superficie resaltada actualmente por un estilolito) .

* *Cania?* sp. 2 (sp. nov.):

13.- SSE/14'-13 (obsérvese el gran desarrollo de la estereozona septal o septoteca).



Lámina VI

Microestructura de *Cania*.-

A.-LAI-95, corte transversal, base de un septo sin diferenciación de fases (obsérvese la tipología de las lamelas suaves y el paso lateral a fibras de estereoplasma hacia los bordes). Barra de escala, 25 micras.

B.- LAI-95, corte transversal en un septo con diferenciación de fases más marcada (obsérvese que los microelementos en la zona de eje son más rectilíneos y de bordes más lisos). Barra de escala 25 micras.

C.- LAI-95, corte logitudinal, donde se observa una amplia zona con el aspecto real de los fascículos de eje y su relación con el tejido adyacente. Barra de escala, 50 micras.

D y E.- LAI-113, toma general y detalle de un septo con mesoplasma vermicular. Este mesoplasma no desarrolla fascículos de eje y es en todo su grosor un *jet d'au* homogéneo. Lateralmente podemos ver los contactos netos con el desarrollo de gránulos dispersos y el desarrollo de grandes fibras de estereoplasma. Barra de escala, 50 y 25 micras respectivamente.

F.- SSE/24-10, toma general con luz normal de un septo de este ejemplar que es una forma intermedia entre *C. simplex* y *Cania pinnata*. Obsérvese el desarrollo de los fascículos de eje que pasan de formar una sóla fila bastante tenue, hasta la zona central con varios fascículos apiñados. Barra de escala, 50 micras.

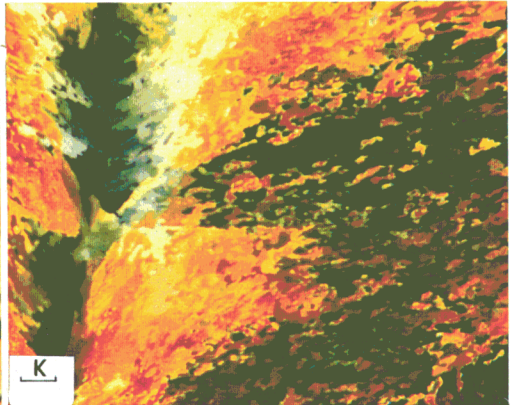
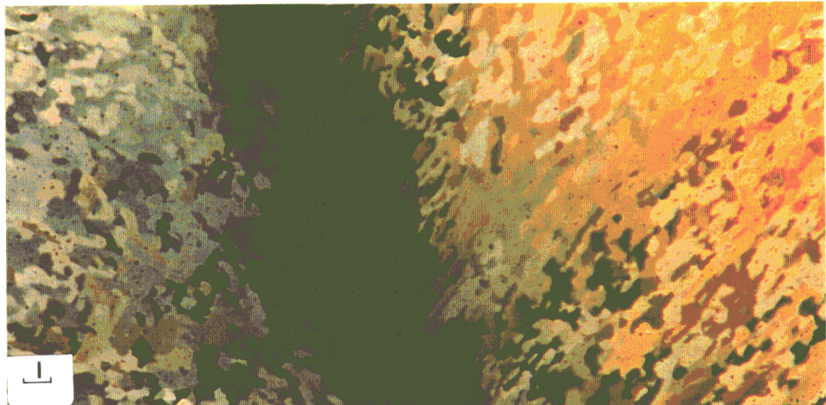
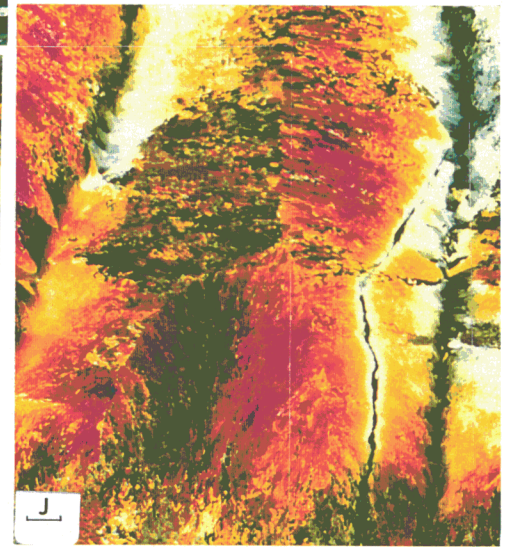
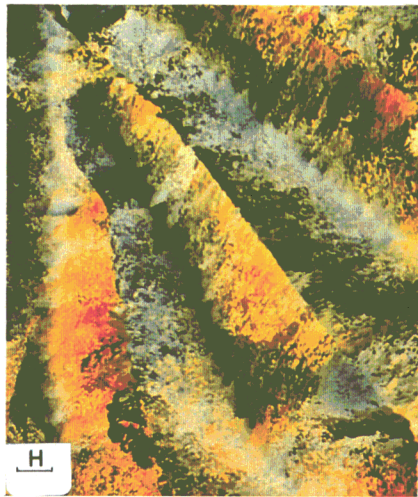
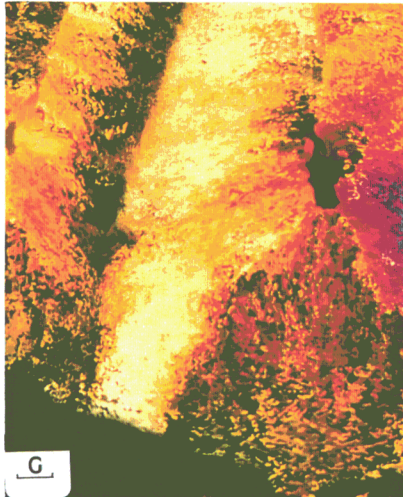
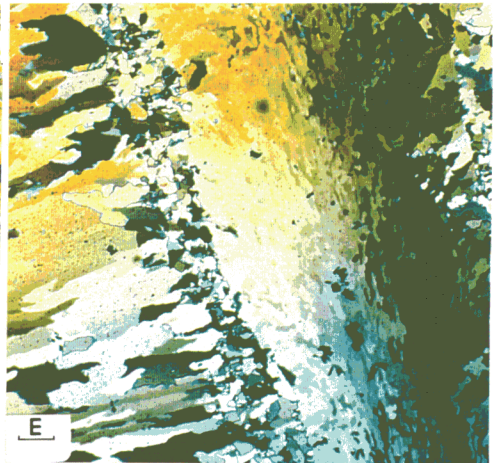
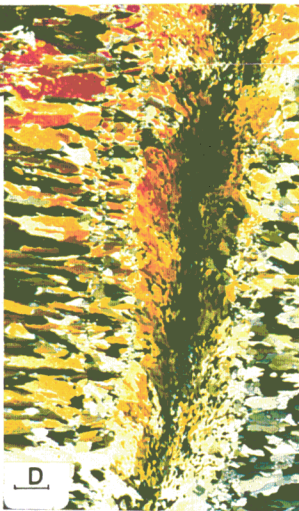
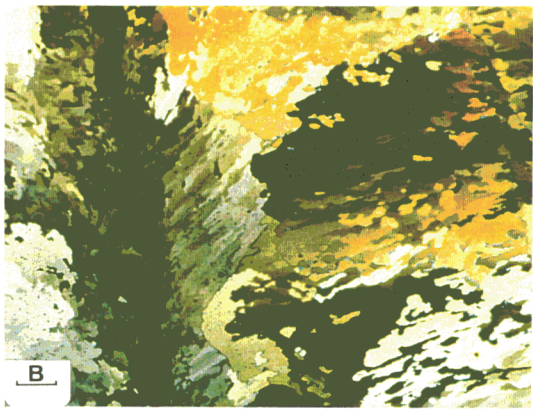
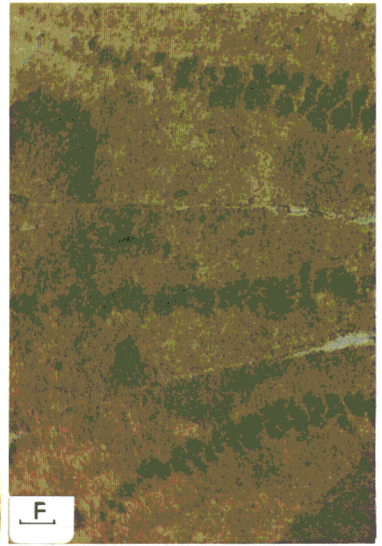
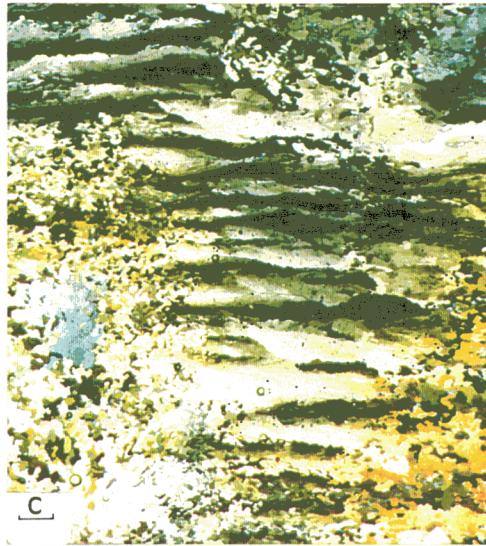
G.- SSE/24-10, muralla formada por elementos lamelares recurvados heterogéneos y base septal. Barra de escala, 50 micras.

H.- SSE/24-10, aspecto del mismo septo algo más arriba, correspondiente a una forma microfibrosa. Barra de escala, 50 micras.

I.- SSE/24-10, detalle de la zona de fascículos. Obsérvese la región axial totalmente extinguida y las expansiones laterales con aspecto reticular. Barra de escala, 10 micras.

J.- SSE/18-6, toma general de la base septal y la muralla. El aspecto es algo más fibroso que en caso anterior. Barra de escala, 50 micras.

K.- SSE/18-6, detalle del anterior donde podemos observar el aspecto de la zona con fascículos de eje. La interpretación de esta estructura casi simétrica, es la de que se forman momentáneamente pares de fascículos casi simétricos (ver fig. F en esta misma lámina). Barra de escala 25 micras.



ABRIR CONTINUACIÓN LÁMINAS





ABRIR LÁMINAS

Lámina VII

Morfología interna de *Maimonella variabilis* (los ejempl. siglados como SAN provienen de la colección recogida en nuestras mismas localidades por el doctor J. RINKLEFF, ver texto) Barra de escala en todos los ejemplares 1mm.-

- 1a.- LAI-43, detalle de la tipología septal (este es el ejemplar más amplexoide de todo el grupo).
- 1b.- LAI-43, sección longitudinal mostrando las tábulas.
- 2a-2c.- LP2/9-26. Forma cerrada (tipo A). En la última sección se observa la apertura axial aunque esta está cerrada por estereoplasma (las láminas medias también son muy cerradas).
- 3a-b.- SANaa-34. Forma similar aunque más abierta en el cáliz.
- 4a-b.- LAI-?. En este ejemplar se observa muy bien el paso de una fase juvenil cerrada a una adulta abierta (obsérvese la gran cantidad de fracturas que le afectan, con un buen desarrollo de zig-zag presión).
- 5a-b.- LAI-96. Ejemplar más abierto. Obsérvese en la sección juvenil el septo cardinal conspicuo.
- 6.- LAI-111. Ejemplar muy cerrado con LMN casi completas (en este ejemplar hemos conservado el caliche adosado y la faceta de disolución en el lado opuesto, ver apartado de alteración de afloramiento en el capítulo de Tafonomía).
- 7a-b.- CA/43-1. Ejemplar con una fase muy cerrada, que se abre en el cáliz y llega a ser bastante amplexoide (obsérvese en el corte 7b el cemento de primera generación más turbio el relación con el cemento de segunda generación, ver tafonomía).
- 8.- LAI-63. Forma amplexoide típica.
- 9. LAII'-4. Ejemplar cerrado con estereoplasma muy fibroso.
- 10a-b.- SANaa-1. Morfológicamente intermedio, pero microestructuralmente abierto. Estereoplasma muy lamelar (forma cercana a *Maimonella lamellata*).
- 11a-b.- SANba-16. Ejemplar intermedio, sección juvenil y corte longitudinal, en donde observamos la aparición y desarrollo de un hueco axial intermedio.



Lámina VIII

Microestructura y morfología del Holotipo de *Maimonella variabilis*, LAII/4-13.-

1a.- Sección juvenil, totalmente cerrada y con un desarrollo típico en dicho estado de la lámina media. Barra de escala, 1mm.

1b.- Comienzo de la apertura (aún las LMN están cerradas, ver detalle en 1f). Barra de escala, 1mm.

1c.- Sección longitudinal, en la que observamos la región axial casi aular. Barra de escala, 1mm.

1d.- Zona amplexoide, donde el mesoplasma queda sin recubrimiento en la región abierta (ver detalle en 1g). Obsérvese toda la región axial ocupada por sílice reemplazante (ver tafonomía). Barra de escala, 1mm.

1e.- Ejemplar en el cáliz, con el aspecto típicamente marcado de los rombos mesoplásmicos (ver detalle en 1h y microestructura en 1i).

1i.- Toma aumentada de 1e. Los rombos mesoplásmicos son *jet d'au* sin que se marquen fascículos de eje. El estereoplasma es de carácter tridente. Obsérvese cómo en la base del mesoplasma se produce un fenómeno de coalescencia de los microelementos, lo que remarca aún más la separación meso-estereoplasma. Barra de escala, 100 micras.

1j.- Aspecto de la muralla externa, formada por elementos lamelares recurvados de pequeño tamaño y con una marcada tendencia a formar tridentes (sobre todo en la banda central). Es notable el contorno angular e incluso acodado de algunos de ellos. Barra de escala, 100 micras.

2.- LAI-91. Detalle del aspecto del mesoplasma en el ejemplar de microestructura más cercana al grupo de *Cania*. Obsérvese el claro desarrollo de fascículos de eje. Barra de escala 0,5 mm.



Lámina IX

Microestructura y morfología de *Maimonella lamellata* (ejemplares de la colina de Los Santos).-

1.- SS/3A-2 (Holotipo). Estereoplasma en diedro. Obsérvense las grandes perforaciones. barra de escala, 1mm.

2.- SS/3A-3. Ejemplar con un desarrollo menos marcado del septo antípoda. Barra de escala, 1m.

3a-b.- SS/3A-4. Obsérvese la relación de la forma juvenil con *Maimonella variabilis*. Barra de escala, 1mm.

4.- LAI-90. Ejemplar amplexoide con septos con LMN y diedros normales y zig-zag, relacionado con la especie. Tafonomía: obsérvese el gran desarrollo de cemento epitaxial. Barra de escala, 1 mm.

5.- SS/3A-2. Toma general del aspecto del diedro normal. Barra de escala, 100 micras.

6.- SS/3A-2. Detalle del mesoplasma vermicular fino (comparar con el aspecto de esta estructura en lámina convencional, fig. 2). La diferencia de color entre la zona de eje y las lamelas de estereoplasma se debe a que los microelementos del mesoplasma están cortados con la dirección de su eje "c" casi perpendicular (máxima birrefringencia y colores de extinción más altos). Barra de escala 20 micras.

7a-b.- SS/3A-2, toma general y detalle del diedro normal. Como se observa existen amplias zonas con cambios de dirección y una muy leve tendencia a marcar tridentes (obsérvese en 7a el contacto externo del septo con la región recristalizada de la matriz). Barra de escala, en 7a, 100 micras, en 7b, 20 micras.

8a-b.- SS/3A-2. Zona de estereoplasma con lamelas ortogonales. En detalle se observa la fuerte tendencia tridente (aunque ortogonal) de los septos en las zonas del cáliz más adelgazadas. Barra de escala en 8a, 100 micras, en 8b, 50 micras.

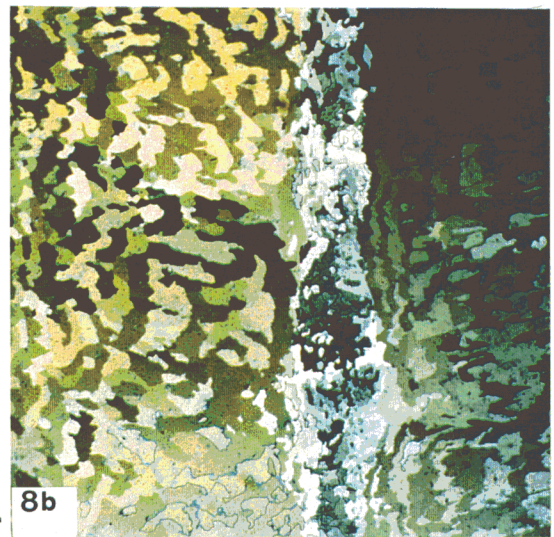
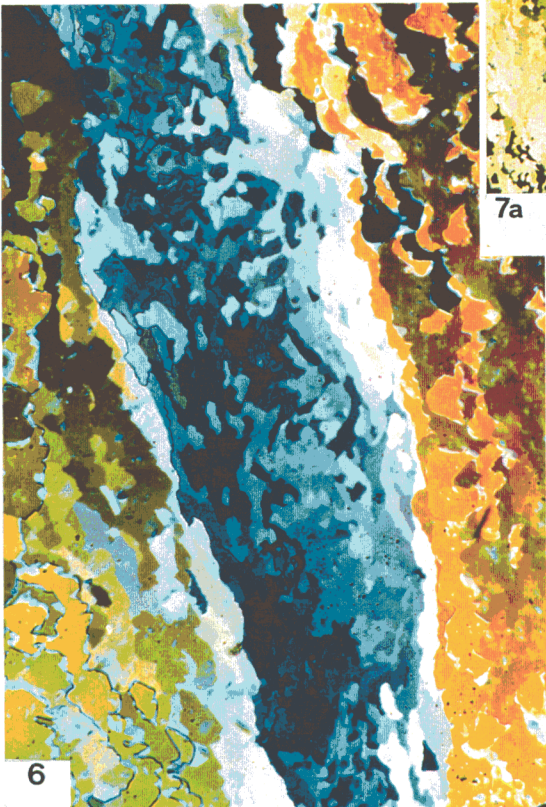
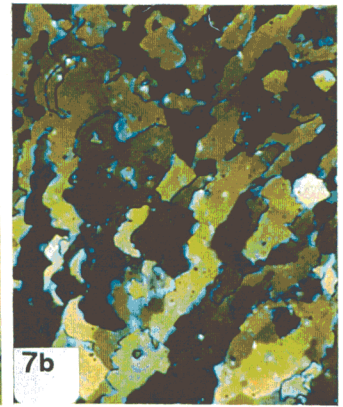
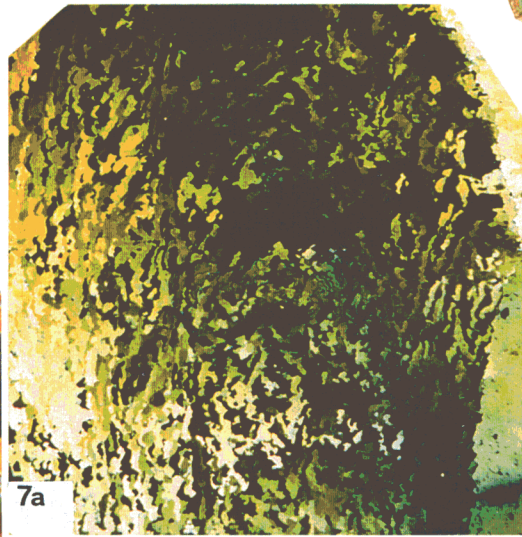
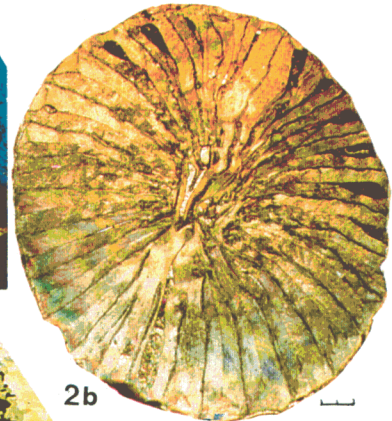
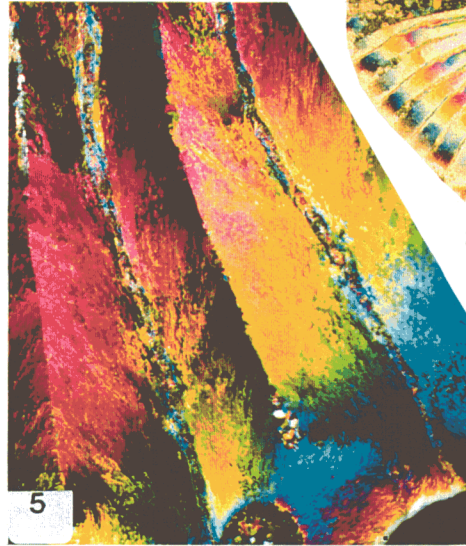
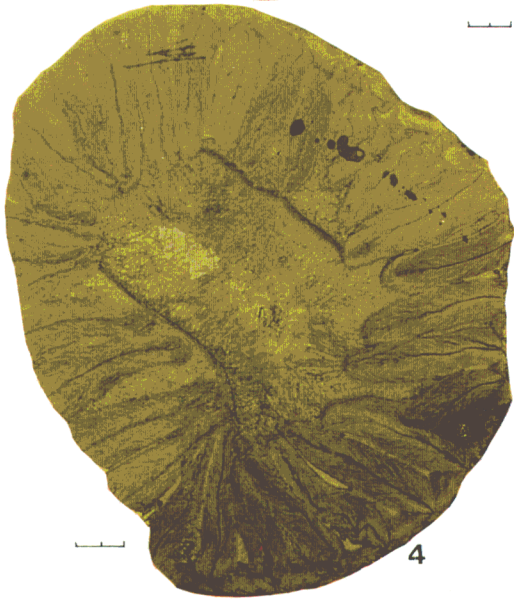
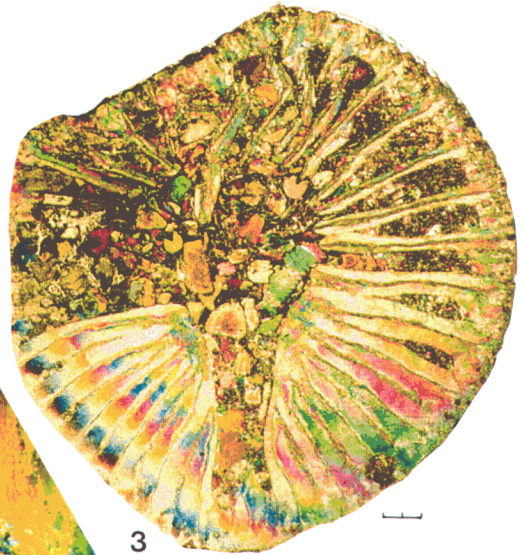
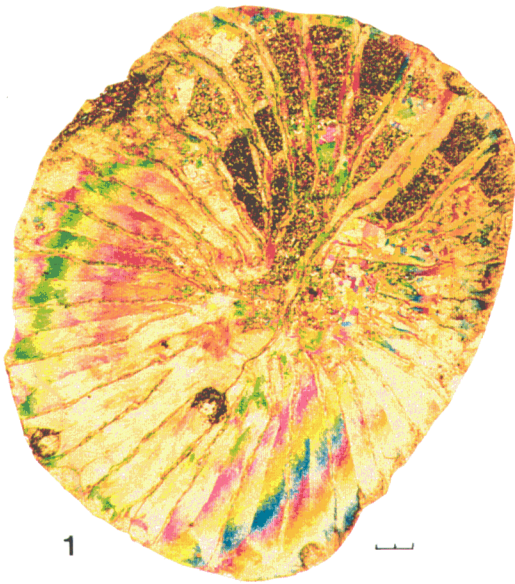


Lámina X

Morfología interna de *Convexiphyllum pilitense* (barra de escala en todos los ejemplares 1mm).-

1a-c.-LP2/9-47. Obsérvese en 1b, que es la sección longitudinal, la tendencia hacia un cáliz convexo marcada en el trazo de las LMN.

2a-b.- LP1/7-39. Ejemplar de pequeño tamaño y engrosamiento escaso, quizás un juvenil, aunque con un desarrollo notable de la región axial estrellada.

3a-b.- LP2/8-68. Holotipo. Obsérvese en el corte adulto las zonas medio-septales adelgazadas y muy cercanas a la separación de la base septal.

4a-b.- LP2/8-48. Ejemplar gigante, desarrollo de un cáliz muy convexo. El detalle de parte de 4b está dibujado en la figura del texto número (ponerlo).

5a-b.- LP2/10-35. Ejemplar muy afín al holotipo(obsérvese la convexidad del cáliz marcada en las tábulas, sólo presentes en la zona axial (son tábulas abombadas y redondeadas muy típicas).

6.- LP2/8-67. Ejemplar con la región fosular rectangular y cerrada y un desarrollo antipinnado más marcado que en otros ejemplares.

7a-d.- LP1/7-14. Forma de cáliz profundo y escaso desarrollo de tábulas (comparar con el Holotipo). La estructura axial estrellada es bastante notable (un detalle microestructural de la crenulación de este ejemplar puede observarse en la lám.I, fig.M).

8.- CA/24-1. Forma de septos anómalos, muy adelgazados. Tafonomía: obsérvese el típico aspecto rubefactado de este ejemplar que muestra aún restos de la silicificación externa que ha ido siendo eliminada por los factores alterativos de afloramiento (ver tafonomía).

9a-b.- SANbb-36. Forma similar a LP2/8-67, en el antipinnamiento y la fósula rectangular, aunque de menor tamaño.

10a-c.- LP2/9-37. Desarrollo bastante compacto e irregular (ver el trazado de las LMN) aunque partiendo de una sección juvenil bastante regular.



Lámina XI

Morfología interna para *Convexiphyllum* en la Sierra de la Estrella y microestructura general para todo el grupo.-

1a-c.- *Convexiphyllum* sp. SSE/10-1 (ejemplar gigante). 1a, sección juvenil (ya empiezan a desaparecer las LMN en las bases septales). 1b (sec. longitudinal), se observa el desarrollo amplexoide desde la zona de desarrollo más engrosado (región cardinal). Obsérvese el desarrollo anormal de las tábulas en la mitad superior. 1c, aspecto en la región calicular. Ya no se observan LMN y la estructura está bastante desestabilizada, llegando a observarse incluso un falso disepimiento en la región mural derecha. En todas ellas la barra de escala es 1mm.

2a-c.- *Convexiphyllum* sp. SSE/10-8. Obsérvese el progresivo desarrollo de las bases septales engrosadas y sin desarrollo de LMN y la disposición fascicular similar al ejemplar anterior. Barra de escala 1 mm.

3.- *Convexiphyllum gigas*. CAR-2. Sección inferior, con septos fibronormales y zona axial convexa formada por algunos finales septales. Barra de escala 2 mm.

4.- *Convexiphyllum gigas*.- CAR-1. Sección en la base del cáliz. Obsérvese el desarrollo del septo antípoda y la fósula cardinal (en algunos interseptos observamos tábulas de secciones anómalas). Es notable también el desarrollo de películas ferruginosas en algunos septos, relacionadas con dolomita barroca (ver tafonomía). Barra de escala, 2 mm.

5a.- *Convexiphyllum pilitense*. LP2/8-68. Aspecto de la lamina media en proceso de trabeculización (ver reconstrucción en el dibujo de la fig. 50-1). Barra de escala 50 micras.

5b.- Idem. Detalle de una base septal, en la que se observa el desarrollo del estereoplasma de carácter lamelar recurvado típico en la especie. Barra de escala 50 micras.

5c.- Idem. Estructura de la muralla externa lamelar de lagunos ejemplares, que marcan la base septal mediante una fuerte ondulación lamelar como la que aquí se observa (son también notables las perforaciones en la base de la figura, que han sido dibujadas en la figura 11D). Barra de escala 50 micras.

6.- *C. pilitense*. LP2/10-35 detalle con luz paralela de las desestabilizaciones y ensanchamientos longitudinales de las LMN (inicio de trabeculización). Barra de escala 0,5 mm.

7.- *Convexiphyllum* sp. SSE/10-8, detalle de las bases septales, con líneas de crecimiento marcadas.

8a.- *C. gigas*. CAR-2, detalle en sección longitudinal del aspecto de la lámina media y la aparente distinción de desarrollo trabecular vertical (ver dibujo en la fig. 51-4e). Barra de escala, 1 mm.

8b.- Idem. Detalle en la misma sección longitudinal de las zonas abiertas de la LMN en la parte más alta del cáliz. Barra de escala, 0,5 mm.

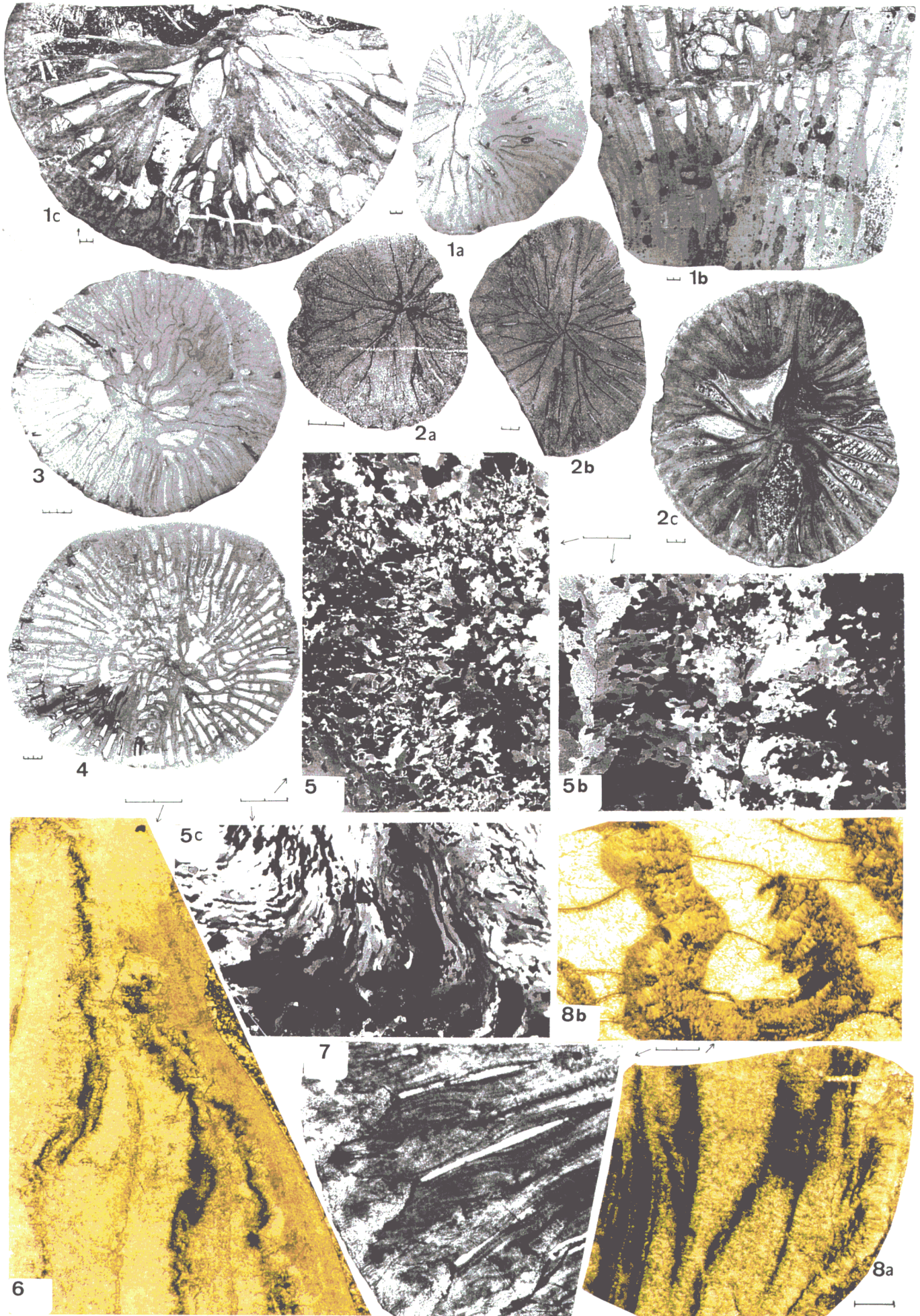


Lámina XII

Morfología interna en las formas con columnilla del plexo de *Rylstonia* (algunas secciones están algo giradas de la orientación estándar). Barra de escala en todos los ejemplares 1mm.-

**Rylstonia densa*.-

1.- SSE/10-22 (holotipo de *R. densa*), obsérvese la ausencia de disepimentos y la columnilla de núcleo simple).

2a-b.- SSE/10-23. En 2a, sección juvenil, se observa la formación del pedestal en el septo cardinal y cómo aún el núcleo de la columnilla no se ha separado nítidamente.

3.- SSE/14"-8, sección juvenil menor de 3mm., en el que observamos estructuración pinnada-fascicular.

4a-b.- SC/3-16. Sección juvenil con pedestal. En la sección del cáliz, la columnilla (hasta ese momento simple) tiene el aporte irregular de algunos finales septales.

5.- SSE/10-51.

6.- SSE/10-73 (ver detalle de la microestructura en la lám. XIII, fig.10).

7.- SC/3-19, obsérvese la zona axial irregular, que parece indicar una tendencia hacia *R. ? ambigua*.

8.- SC/3-20, ejemplar totalmente fibroso y con columnilla algo más compleja, quizás intermedio hacia la forma fibrosa de *R. benecompecta*.

**Rylstonia benecompecta* (forma lamelar):

9.- SC/3-24. Obsérvese la columnilla perfectamente lobulada (comparar con los dibujos de la fig. 56.

* *Rylstonia* cf. *benecompecta* (var fibrosa):

10a-b.- SSE/18-84 (intermedio hacia *R. densa*).

11.- SSE/10-21(intermedio hacia *R. densa*).

12a-b.- SSE/10-52 (forma enana con longitudes septales reducidos y escasos disepimentos).

13.- SSE/10-15 (similar al anterior).

14a-b.- SSE/18-4 (ejemplar con desarrollo intermedio de disepimentos).

15.- SSE/13-1 (ejemplar con desarrollo máximo de disepimentos).

16.- SSE/15-8, corte longitudinal de una forma cilíndrica en la que observamos un fenómeno de diferenciación o desaparición localizada de la columnilla).

17.- SSE/10-10, ejemplar con desarrollo notable de disepimentos y crenulación (ver fig. 55-2).

18a-c.- SSE/15-9, ejemplar de desarrollo medio que sufre diferenciación (ver fig. 57-5d). Obsérvese el desarrollo de las tábulas abombadas en relación con la columnilla axial.

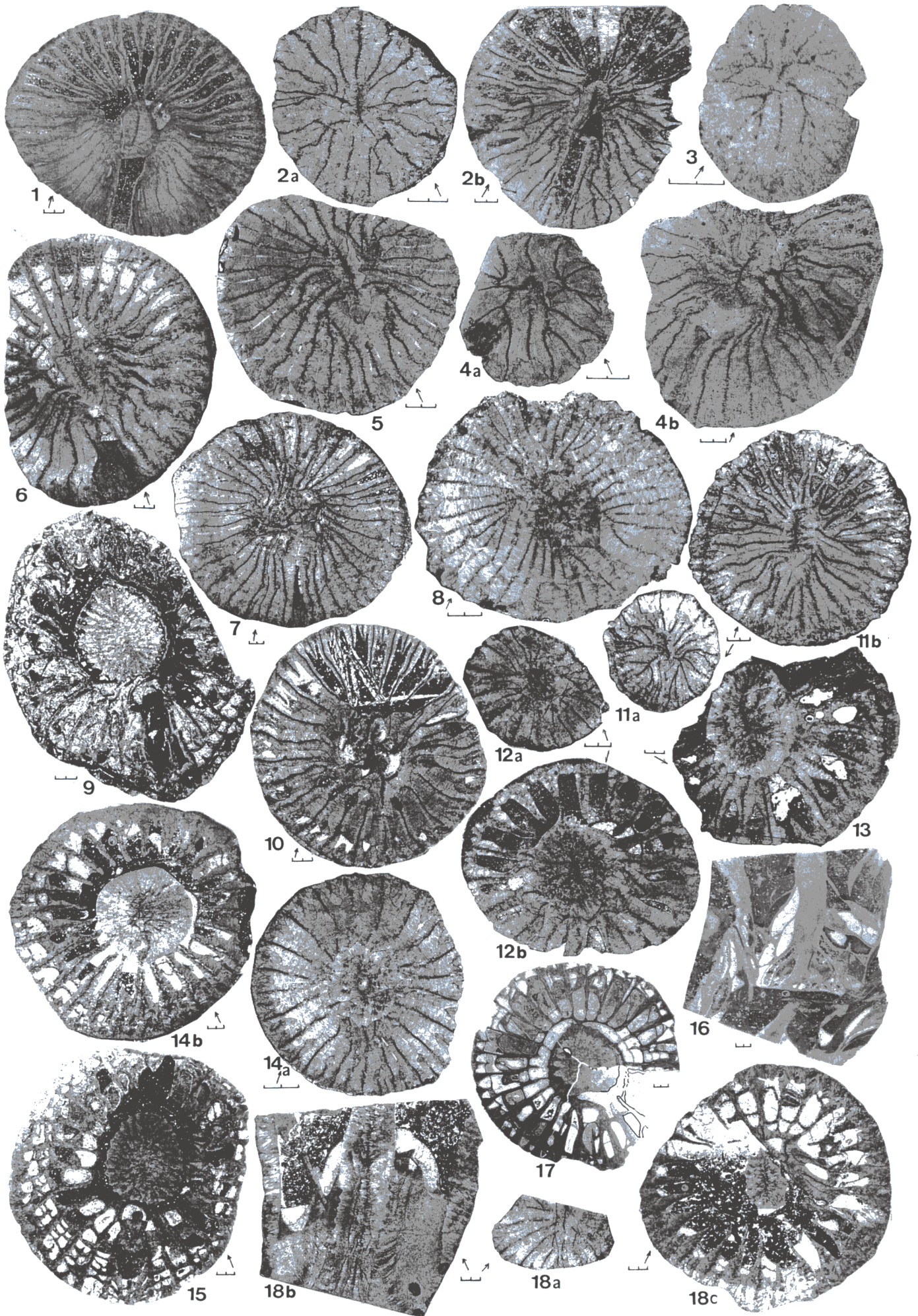


Lámina XIII

Morfología interna de *Rylstonia? ambigua* y detalles microestructurales de formas con columnilla.-

- 1.- SSE/14-6 (ejemplar con escaso desarrollo de tábulas). Barra de escala 1 mm.
- 2a-b.- SSE/15-7 (holotipo), similar al anterior pero con mayor desarrollo de tábulas y adelgazamientos de la región antípoda (nótese la región axial celular, cruzada por los septos mayores que no llegan a segregarse).
- 3a-b.- SC/3-28, similar a los anteriores pero con una zona axial algo más abierta Barra de escala, 1mm..
- 4.- SSE/10-25, se observa el desarrollo de una fila de disepimientos similar a las observadas en algunos ejemplares de *R. densa*. Barra de escala, 1mm.
- 5a-b.- SSE/15-6, ejemplar de gran tamaño cuyo cáliz muestra un desarrollo notable de disepimientos similar al observado en ejemplares como SSE/13-1. Dicho marginario está también crenulado como en dicho espécimen, siendo la gran diferencia que no se desarrolla columnilla axial. En corte longitudinal se observa que las tábulas tienen un desarrollo abombado típico del género. Barra de escala, 1 mm.
- 6a.- Detalle de la columnilla juvenil de SSE/18-4. En esta fase observamos únicamente el núcleo complejo, sin que haya comenzado el proceso de lobulación (Barra de escala, 0,5 mm.).
- 6b.- Mismo ejemplar pero en corte calicular. Se observa el aspecto general de la lobulación, en este caso completamente fibrosa (barra de escala, 0,5 mm.).
- 7.- Columnilla porosa de CA/24-10, ejemplar no incluido en el estudio de variabilidad (fue hallado recientemente), pero relacionable con el grupo de *R. densa* de Sierra Cabrera (por ejemplo SC/3-19, que también muestra una zona axial irregular y porosa). Barra de escala, 0,5mm.
- 8.- Microestructura fibrosa de SSE/10-72 (Barra de escala 0,5 mm).
- 9.- Detalle de la columnilla y los septos de LP2/10-38 (forma lamelar) antes de que se hayan abierto los mesoplasmas en el cáliz (aún predominan las LMN). Barra de escala, 0,5 mm.
- 10.- Microestructura en falso diedro de SSE/10-73 (*R. densa*). Barra de escala, 0,5 mm.

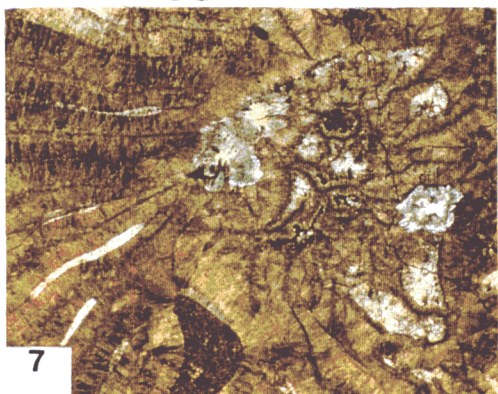
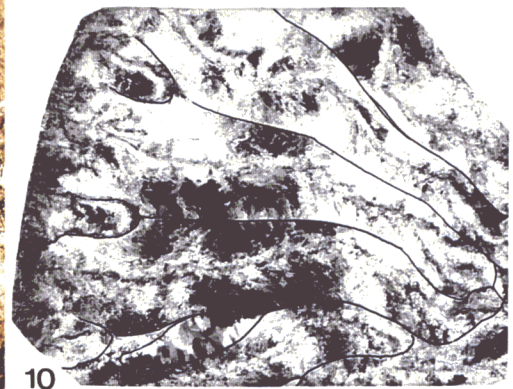
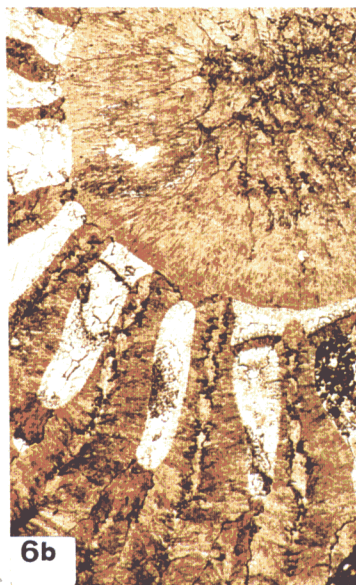
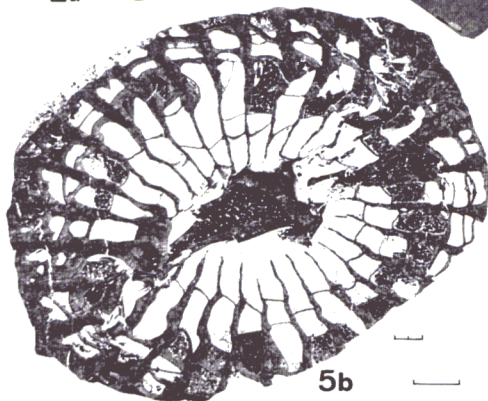
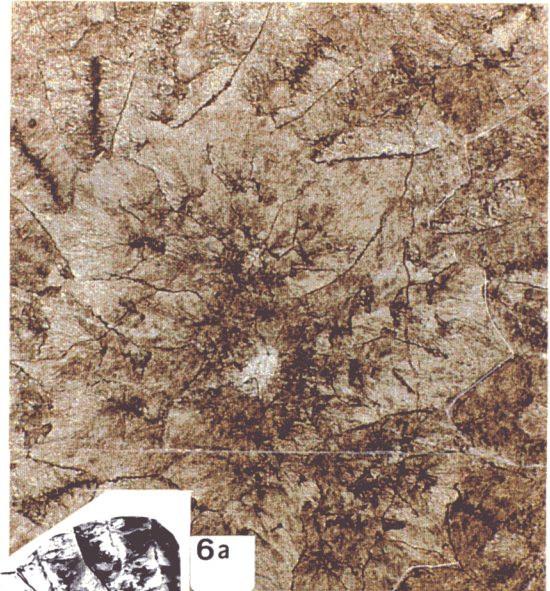
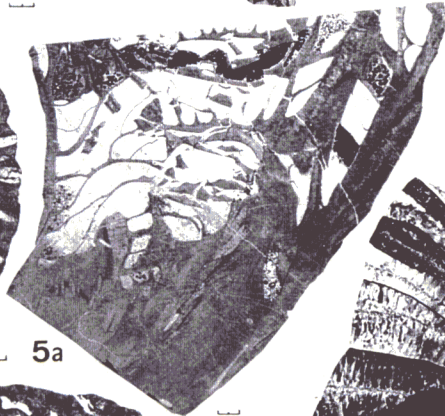
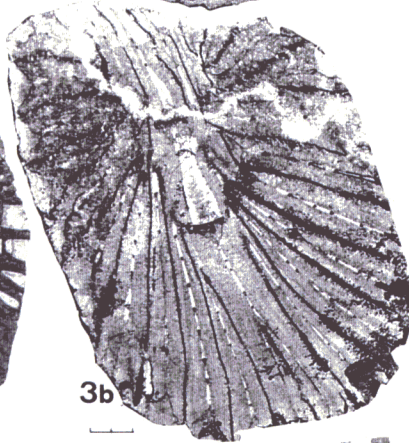
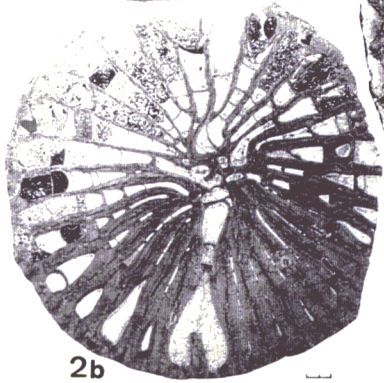
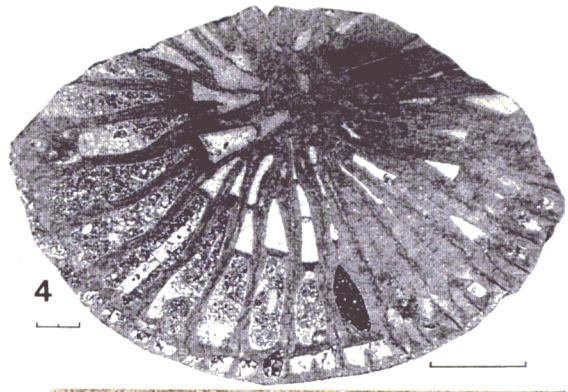
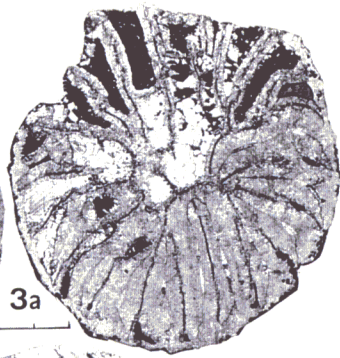
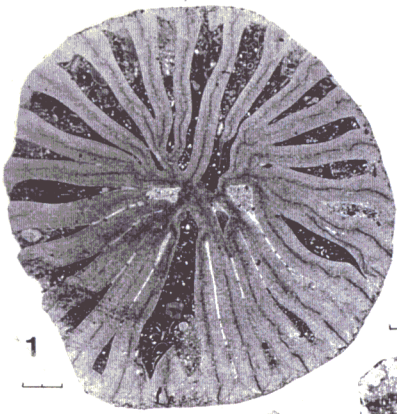


Lámina XIV

Apéndice microestructural.-

*Ejemplar SSE/18-4 (*Rylstonia* cf. *benecompecta*, var. fibrosa):

1.- Fascículos incipientes en corte longitudinal de una LMN parcialmente abierta, las fibras son pequeñas y bastante lisas, obsérvese su relación con los contactos suturados. En la parte superior podemos ver parte de dicha LMN. Barra de escala, 10 micras.

2.- Fibras de la columnilla. Nótese el contorno redondeado de muchas de ellas, así como la gradación de tamaños de derecha a izquierda, hacia el exterior de la estructura. Barra de escala, 25 micras.

3.- Lámina media negra en corte longitudinal. Obsérvese la independencia de los gránulos (unidades de extinción óptica) con los contactos netos o suturados (líneas más remarcadas). Barra de escala, 10 micras.

4 y 5.- Toma general y detalle del aspecto de las fibras en sección longitudinal, perpendicular a su desarrollo en longitud. Obsérvese que en general predomina la extinción casi completa (el corte es perpendicular al eje "c") y las secciones triangulares, quizás correspondientes a las expansiones fibrosas de los tridentes. Barras de escala, 50 y 10 micras respectivamente.

6.- Aspecto de la muralla externa y base septal cerrada de una sección por debajo de la base del cáliz. Nótese la organización fascicular ("hogueras") de los elementos tridentes en el estereoplasma. Barra de escala, 50 micras.

7.- Corte longitudinal perpendicular a la muralla externa. Se observan fascículos de tridentes, cuya base es más bien plana, en lugar de apuntada o cónica. Barra de escala, 25 micras.

8.- Aspecto de la microestructura de un septo menor. Además de un escaso desarrollo en longitud, observamos la naturaleza completamente abierta del septo (no hay un estereoplasma nítidamente desarrollado). Barra de escala, 50 micras.

9.- Aspecto septal en una región calicular con el mesoplasma aserrado. Obsérvese cómo los tridentes se hacen más fibrosos en la región periférica de la estructura. Barra de escala, 50 micras.

* Ejemplar LP2/10-38 (*Rylstonia benecompecta* var. lamelar).

10.- Aspecto de la parte externa de la columnilla axial, con un desarrollo lamelar importante en la periferia y gránulo-fibroso en los lóbulos. Barra de escala, 50 micras.

11.- Septo con mesoplasma gránulo-fibroso y estereoplasma lamelar ortogonal. Barra de escala, 25 micras.

12.- Septo con mesoplasma más cerrado y estereoplasma lamelar ortogonal, en el que destacan dos filas de fibroides que coinciden con líneas de crecimiento. En la distribución de las extinciones de las lamelas del estereoplasma se observa cierto grado de ordenamiento en grupos ortogonales. Barra de escala, 50 micras.

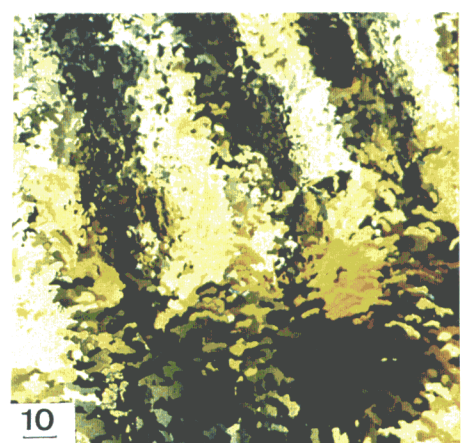
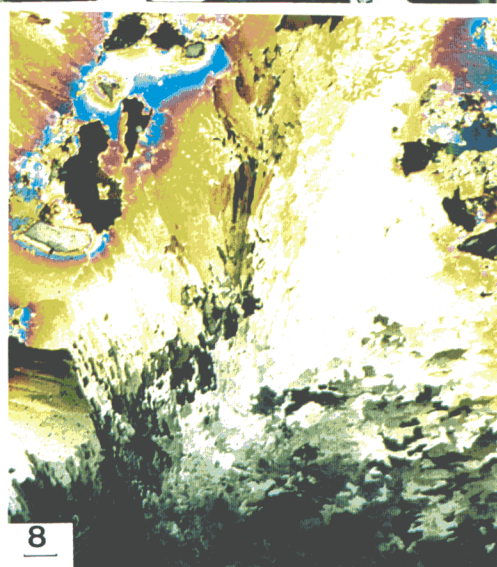
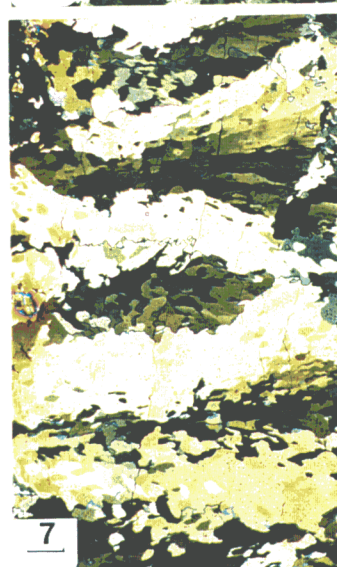
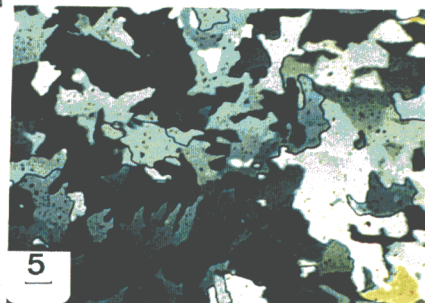
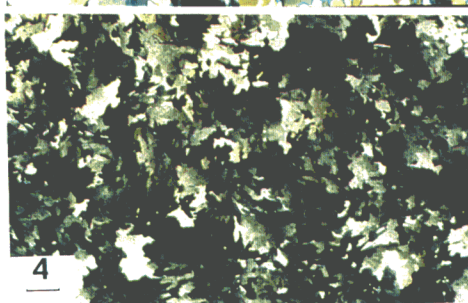
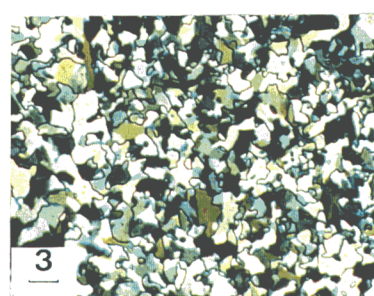
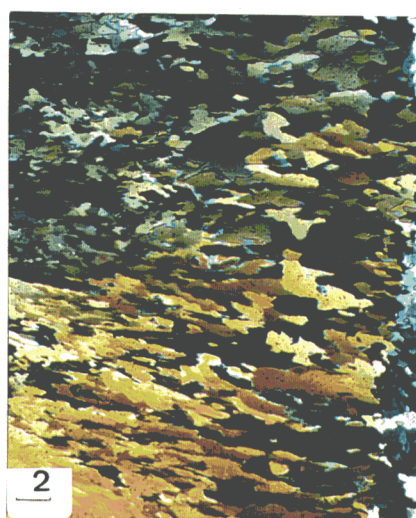
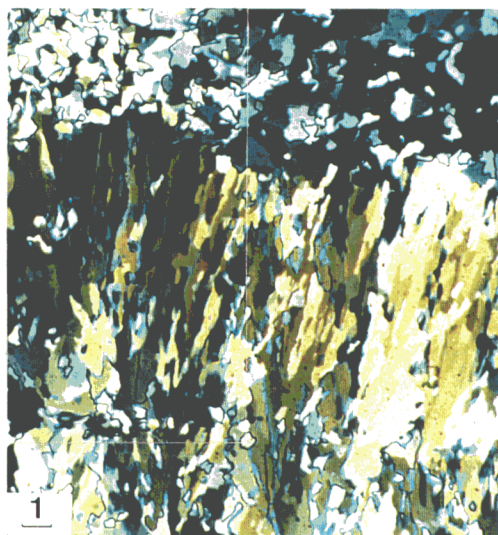


Lámina XV

Morfología interna en *Zaphrentites* spp.-

1a-b.- LAI-87 (grupo E).

2a-c.- LP2/9-30, ejemplar microestructuralmente perteneciente a *Ufimia cerezoi*, aunque poco diferenciado morfológicamente. Taonomía: Obsérvese el *embedding* desarrollado en la muralla externa de la fósula cardinal en las dos primeras secciones y la concreción por recristalización de las regiones interseptales (marrón claro) frente a las zonas más oscuras, que al no estar recristalizadas no se han endurecido y por tanto sufrieron compresión y desarrollo de empalizadas.

3.- LAI-41 (grupo E, hacia *Claviphyllum?*), ejemplar con disposición de tendencia fascicular, estructuras septales muy adelgazadas, refuerzos estereoplásmicos lamelares en la fósula cardinal y muralla gruesa.

4a-e.- LAI-119 (grupo E) disposición de tendencia fascicular irregular.

5a-b.- SSE/18-50 (grupo C), ejemplar con septos menores contratingentes en el cáliz (su contorno ha sido realzado sobre la foto con una línea de puntos).

6a-c.- Ejemplar LAI-27 (grupo F), disposición simétrica y tendencia a un desarrollo algo más marcado del septo antípoda.

7a-c.- LAI-20 (grupo F), disposición asimétrica.

8a-c.- SSE/18-62 (grupo B, formas cercanas a *Z. delanuoëi*) obsérvese el desarrollo fosular y la retirada tardía del cardinal (este ejemplar es cercano a la especie *Rotiphyllum? saleelasmiforme*).

9a-c.- LAI-66 (grupo F), obsérvese el desarrollo aular, las tábulas cónicas en los laterales y planas en el eje la apertura de la LMN.

10a-b.- SSE/18-25 (ejemplar cercano a la definición de *Zaphrentites disjuncta*), obsérvese la retirada temprana del cardinal, la fósula abierta y la tendencia amplexoide.



Lámina XVI

Morfología interna en *Soschkieophyllum? rodriguezi*. (barra de escala en todos los ejemplares) 1 mm) .-

1a-b.- LP2/8-60 (Holotipo), obsérvese la evolución desde una disposición pinnada y tipo septal tripartito con LMN, a disposición radial con gran desarrollo de diferenciación septal, septos menores, tábulas y total apertura del mesoplasma.

2.- LP1/7-32, ejemplar de pequeño tamaño, disposición pinnada y escasa apertura microestructural (ejemplar reelaborado).

3.- LP2/8-17, típico aspecto de un cáliz de desarrollo medio. Nótese los mesoplasmas totalmente abiertos aunque con septos menores cortos (comparar con 9b en esta misma figura).

4a-b.- LP2/8-94, forma fuertemente pinnada.

5a-b.- LP2/8-63, forma pinnada similar a la anterior, aunque con mayor apertura microestructural. El corte juvenil tiene una disposición típica del género *Zaphrentites*.

6.- Ejemplar LAII/6-10, microestructuralmente cerrado pero con disposición ligeramente antipinnada. Esto se debe al hecho de que el ejemplar es de los pocos que desarrolla su fósula cardinal en el lado convexo

7a-b.- LP2/9-35, sección juvenil con desarrollo tripartito típico que sin embargo evoluciona abriéndose completamente hacia el cáliz (ejemplar reelaborado).

8a-b.- LAII/4-15. El aspecto y desarrollo de los caracteres en el cáliz es típico de la especie, sin embargo su sección juvenil no muestra un desarrollo pinnado si no más bien radial.

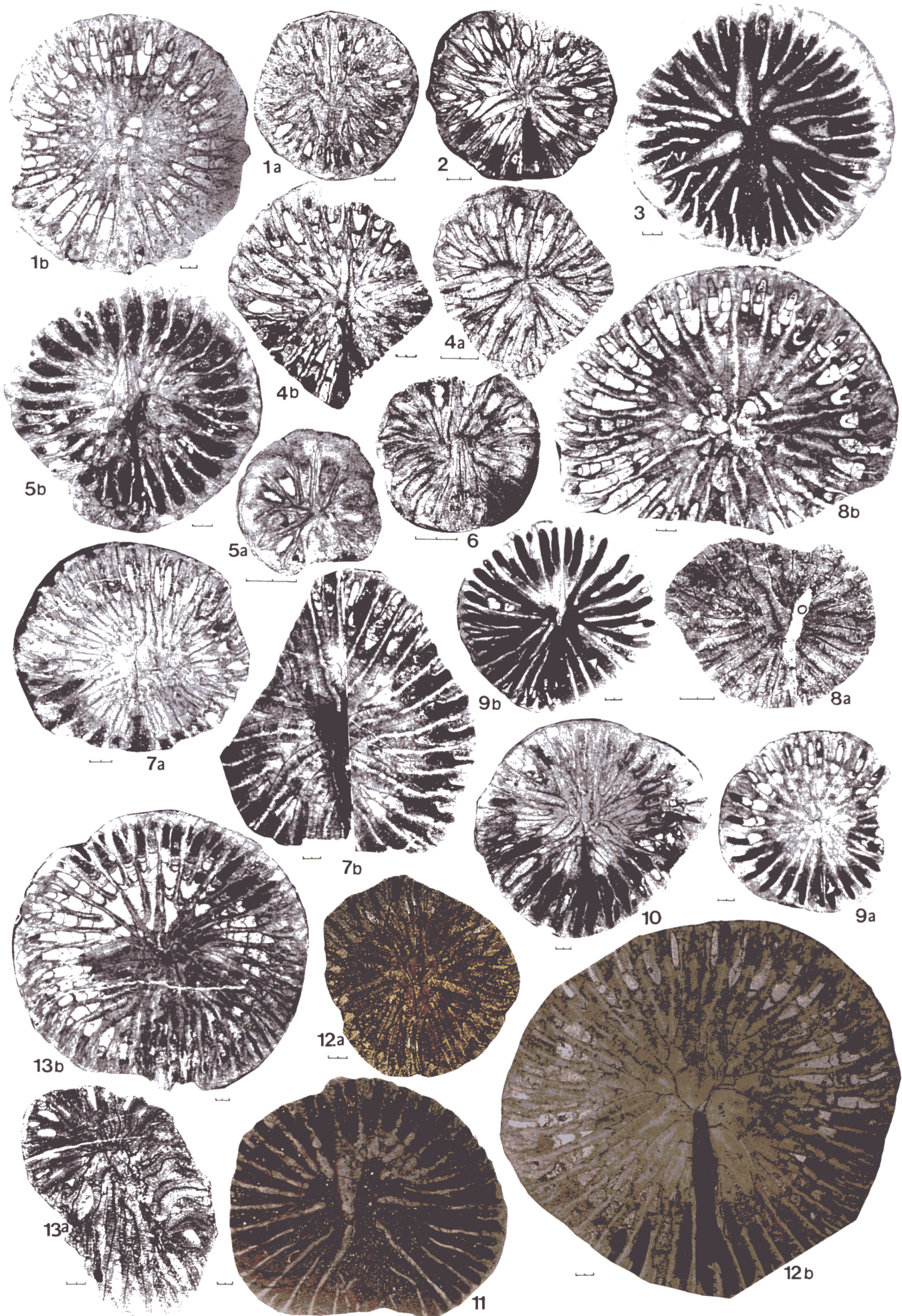
9a-b.- LAII/6-9. Ejemplar con estructuras y desarrollo de adulto pero con muy pequeño tamaño (forma enana, comparar el desarrollo de los septos menores con ejemplares como LP2/8-17, fig.3).

10.- LP2/9-43, forma pinnada pero con gran desarrollo de los septos menores que llegan a ser marcadamente contratingentes.

11.- SSE/10-14, uno de los ejemplares de la Sierra de la Estrella coherente con el grupo principal.

12a-b.- SSE/18-118, ejemplar perteneciente a la variedad gigante de la Sierra de la Estrella (obsérvese la total apertura del mesoplasma). Tafonomía, el relleno que se observa en la fósula es el relleno más lutítico de SSE y que caracteriza a los ejemplares menos alterados del nivel 18.

13a-b.- SC/3-1 ejemplar asociado al plexo de *Soschkieophyllum?* aunque perteneciente a una especie nueva no definida. Destaca el gran desarrollo de las aperturas mesoplásmicas, septos menores y tábulas.



ABRIR CONTINUACIÓN LÁMINAS





ABRIR LÁMINAS

Lámina XVII

Morfología interna en *Claviphylum? sandoi* (barra de escala en todos los ejemplares, 1 mm).-

- 1a-c.- LP1/7-34, ejemplar cercano a *Zaphrentes*, pero con desarrollo radial desde los cortes juveniles.
- 2.- LP2/3-1, forma cercana a la anterior pero de mayor anchura y longitud.
- 3.- LAI-46, forma con microestructura escalonada y sección deformada por adaptación a sustrato.
- 4a-c.- LAI-118, forma similar a la anterior, con microestructura escalonada, pero de desarrollo regular. Este ejemplar es uno de los morfológicamente más cercanos al género *Claviphylum* en sentido estricto.
- 5a-b.- LP2/8-35, ejemplar radial de pequeño tamaño (quizás una forma enana).
- 6.- LP2/8-12, aspecto típico del cáliz en esta especie (como el anterior, forma de tamaño escaso).
- 7.- LAI-39 (holotipo), ejemplar de desarrollo girado y con el cáliz muy profundo. La fotografía en la base del cáliz está realizada con luz directa, de modo que observamos el trazo de las líneas de crecimiento, concentradas al borde del mesoplasma cerrado. Esta concentración de líneas de crecimiento da una idea de la profundidad que alcanzó el cáliz de este ejemplar.
- 8.- LP1/7-15, similar al anterior pero con mayor desarrollo en anchura (obsérvese la tendencia a la apertura axial que queda marcada por las líneas de crecimiento).
- 9.- LAII/4-19, sección juvenil en la que destaca el septo antípoda, aunque aún no hayan comenzado a insertarse los septos menores (obsérvese la gran acícula que se desarrolla en el centro de la preparación, que está además silicificada en la zona derecha).
- 10.- LAI-49, base del cáliz, gran desarrollo de entrecortamientos en la lámina media.
- 11a-b.- SSE/18-117, ejemplar muy parecido al anterior pero perteneciente a la Sierra de la Estrella. Obsérvese la necrosis desarrollada en el sector antípoda derecho.
- 12a-b.- SC/3-4, forma algo peculiar, con gran desarrollo de los septos menores y las tábulas. Obsérvese los numerosos indicios de alteración diagenética observables en ambos cortes (silicificaciones de varios tipos, zig-zag presión y acículas intraesqueléticas).

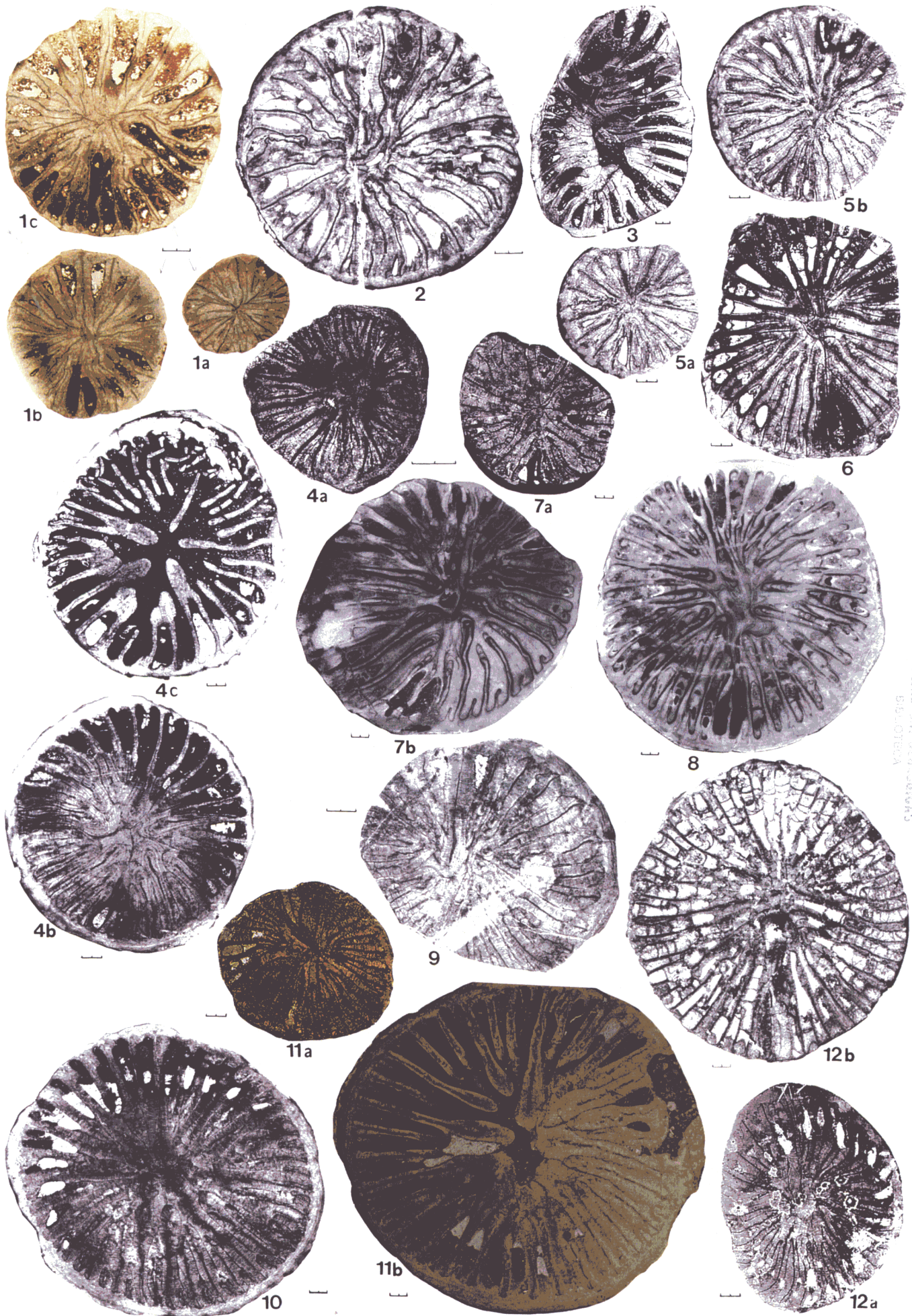


Lámina XVIII

Microestructura en el plexo de *Soschkineophyllum?*-*Claviphyllum?*.-

* *Soschkineophyllum? rodriguezi*:

1.- LP2/8-1 vista global de un septo tripartito al comienzo de la apertura mesoplásmica (luz paralela). Barra de escala, 0,5 mm.

2 y 3.- LP2/8-1 (mismo ejemplar visto al microscopio electrónico). En 2, base septal con LMN cerrada (cremallera) y estereoplasma en diedro normal, barra de escala 25 micras). En 3, microestructura granulo-fibrosa del mesoplasma parcialmente abierto y estereoplasma lamelar adyacente. Barra de escala, 25 micras.

4.- LP2/9-35, cáliz. Aspecto general de la microestructura mesoplásmica totalmente abierta y su relación con las líneas de crecimiento. Nótese la intensa microperforación sufrida en el borde interior de la fósula. Barra de escala, 0,5 mm.

5.- Mismo ejemplar que el anterior, detalle en lámina ultrafina del aspecto microfibrroso de los septos abiertos. Tafonomía: obsérvese cómo las microperforaciones postdatan la microestructura, el relleno de las mismas es arcilloso y por eso aparece totalmente extinguido con nícoles cruzados). Barra de escala, 50 micras.

6.- SC/3-4, detalle de la microestructura en zig-zag angular de la muralla externa. Esta estructura es similar en todos los demás grupos cercanos (por ejemplo *Saleelasma* o *Zaphrentites*). Barra de escala 100 micras.

7 y 8.- LAI-49 Toma general y detalle de la microestructura fibronormal típica del grupo. En 8 podemos observar elementos fibrosos de tamaño menor en la zona externa del septo que en la zona interna, quizás indicando que dichas morfologías están condicionadas por la restricción de espacio en la zona de secreción (son zonas estrechas de cierre interseptal); barra de escala, 50 micras. En la toma general se observa que la microestructura fibronormal presenta finos escalones lamelares y zonas lamelares deprimidas en los interseptos, aunque sin embargo no se llegan a ver restos de la capa lamelar intermedia del septo tripartito. Barra de escala, 100 micras.

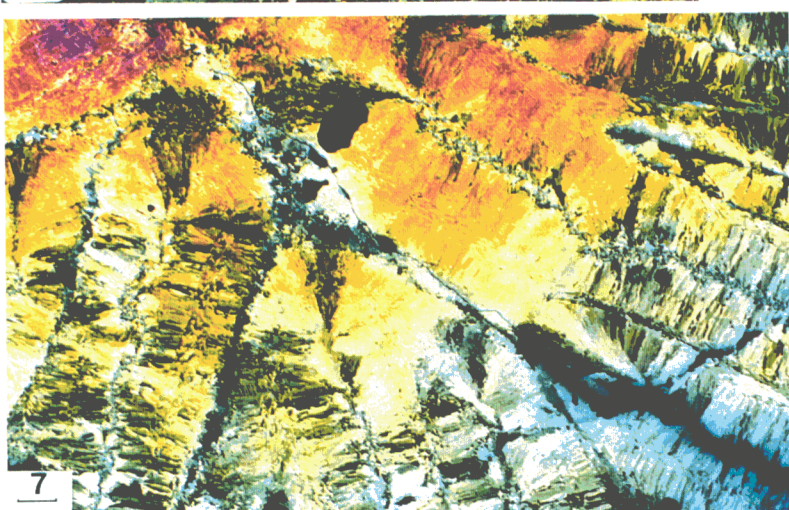
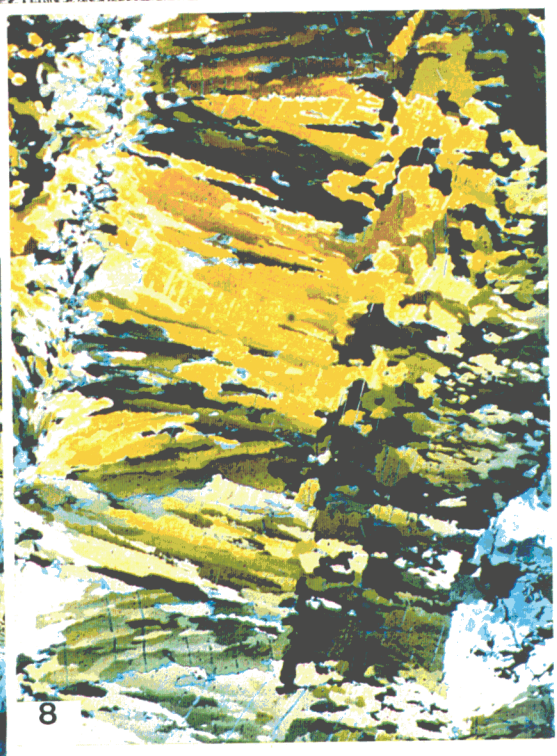
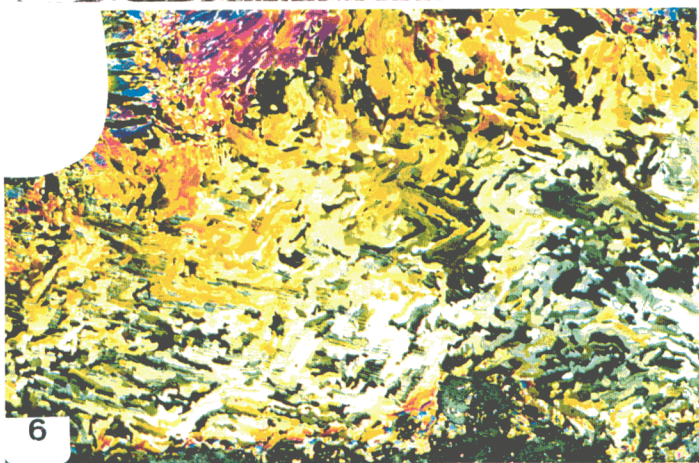
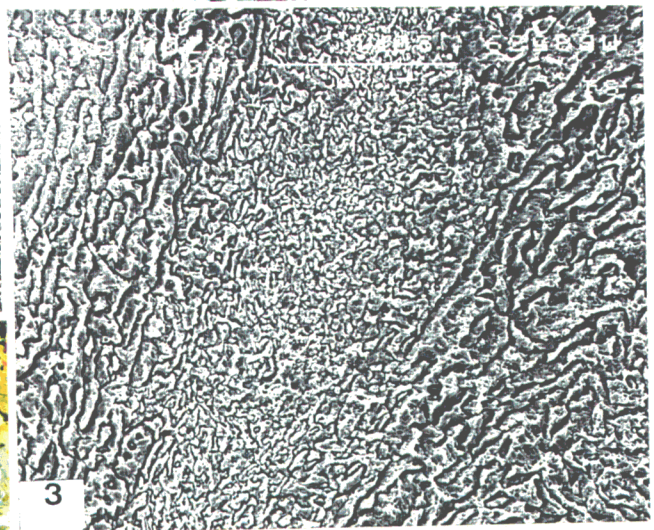
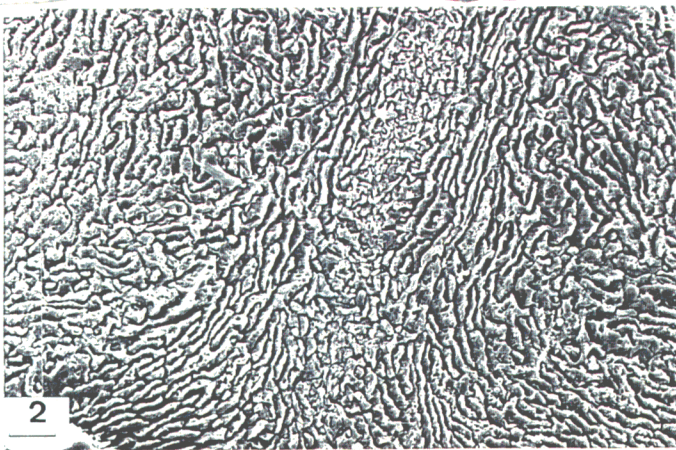
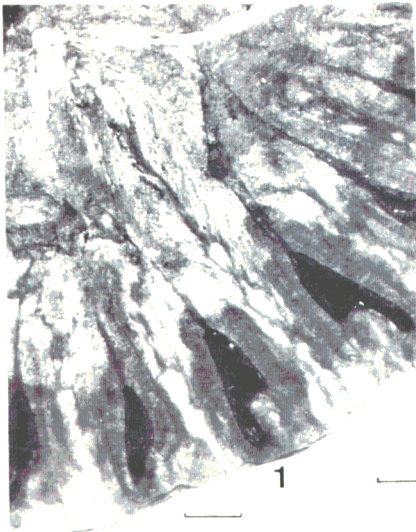


Lámina XIX

Morfología interna en *Duplostella fedorowskii*. La barra de escala en todos los ejemplares representa 1 mm.-

1a-b.- SSE/18-11 (holotipo) Obsérvese el cambio microestructural con la desaparición completa de las LMN en el cáliz, coincidiendo con la formación de una cavidad axial anticardinal. Tafonomía: las tonalidades más oscuras que se observan en los septos se deben a un fenómeno de contaminación correlativo con la recristalización de la matriz.

2.- SC/3-5. Ejemplar cercano al grupo pero incluido junto a SC/3-1 en *Sochk.*? sp. Este ejemplar muestra la relación entre ambos grupos.

3.- SC/3-10. Obsérvese el giro axial y el desarrollo de tábulas completas (no se forman fósulas).

4.- LP2/10-41. En este ejemplar, menos radial que el anterior, todavía se observa una ranura fosular que se alarga hasta el mismo eje (tipo muy extendido en el plexo de *Rotiphyllum*).

5.- SSE/18-96, mitad de un ejemplar casi completamente fibronormal cerrado.

6a-b.- SSE/10-19, ejemplar intermedio, muy cercano al holotipo, pero sin desarrollo de apertura axial.

7a-b.- SSE/10-18, igual que el anterior. Obsérvese el rejuvenecimiento que sufre en la sección inferior, quizás relacionada con la ausencia de LMN en ese corte.

8.- SSE/14-1, ejemplar tripartito, axialmente cerrado y simétrico, aunque con una apertura incipiente afectando al estereoplasma del septo K.

9a-c.- SSE/15-10, ejemplar de pequeño tamaño pero que sufre apertura axial y desarrollo parcialmente amplexoide (ver corte longitudinal). Obsérvese la desaparición de las LMN, los septos más finos y el gran desarrollo de las tábulas bifurcadas.

10.- SSE/10-50, ejemplar de pequeño tamaño, cerrado axialmente y completamente fibronormal.

11.- SSE/18-17, ejemplar tripartito, simétrico y con una zona axial cuyo eje está desplazado hacia el lado cardinal, creando un antipinnamiento muy marcado, aunque sin apertura axial.

12.- SSE/12-5, ejemplar gigante de estructuras muy adelgazadas, apertura axial y mesoplásmica y gran desarrollo de tábulas y septos menores.

13a-c.- SSE/18-29, corte juvenil tripartito y cerrado axialmente, con fuerte giro. En el corte longitudinal se observa algún episodio amplexoide y en el cáliz la microestructura acaba por abrirse completamente, aunque en este caso las regiones abiertas son más lamelares que fibrosas, al contrario que en SSE/18-114".

14a-b.- SSE/118-114", ejemplar fibroso con aperturas mesoplásmicas aserradas.

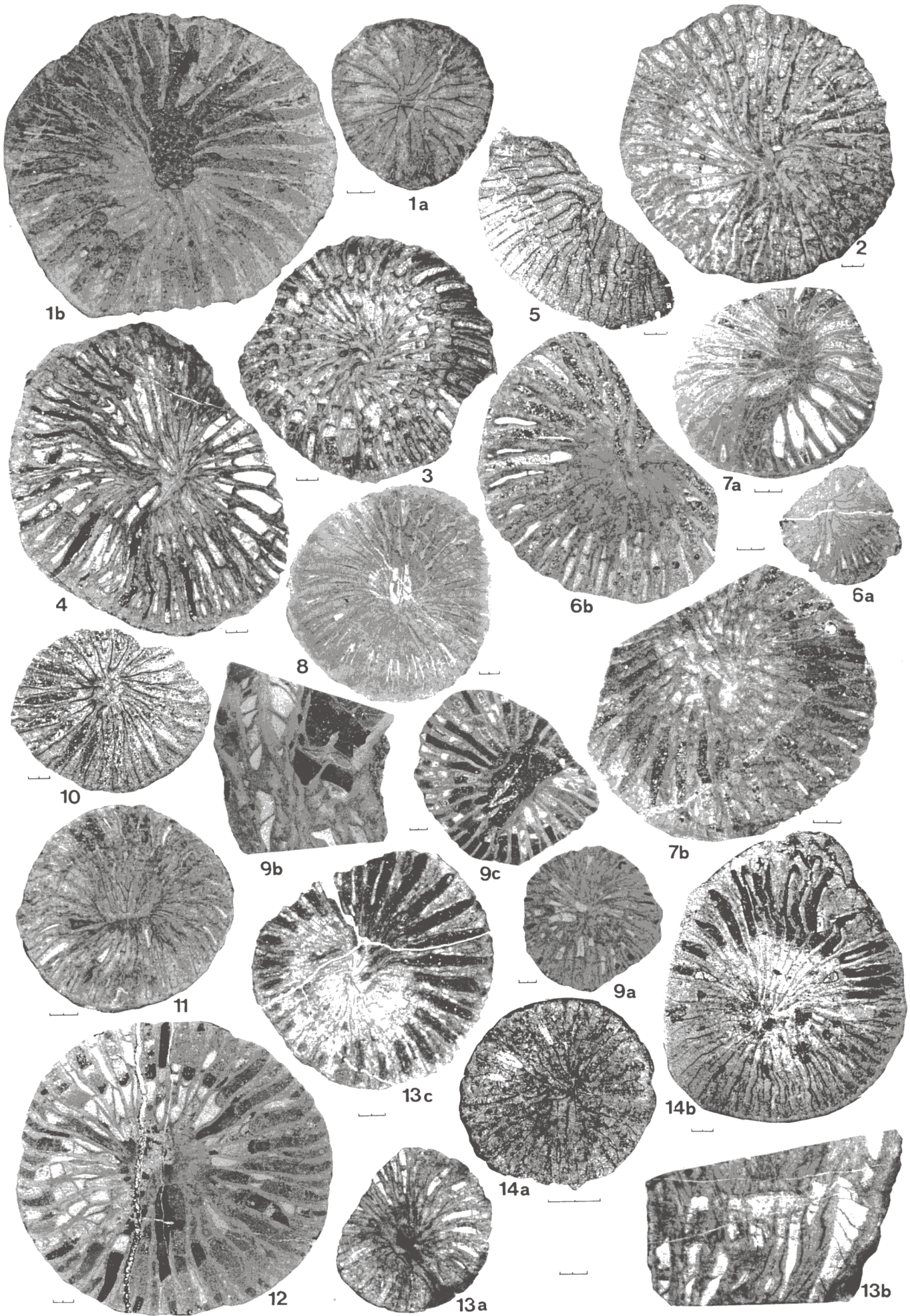


Lámina XX

Microestructura en *Duplostella fedorowskii* .-

1.- SSE/18-114". Detalle microestructural de una región septal con mesoplasma aserrado. Obsérvese la naturaleza de los contactos netos y las discordancias entre los paquetes fibrosos del estereoplasma, inducidas por el relieve del mesoplasma. Los microelementos axiales son pequeños pero no marcan rebordes interpenetrados nitidos, en parte porque el corte es algo oblicuo y en parte porque la morfología de los mismos es muy lisa. Las fibras de estereoplasma agrupadas en dominios tienen orientaciones ópticas muy cercanas y tienden a mostrar una sola extinción. Barra de escala, 12,5 micras.

2.- SSE/18-114". Detalle de muralla externa y base septal, ambas separadas por contactos netos. La naturaleza de los microelementos es principalmente fibronormal, si bien observamos cierta componente de tipo tridente. Barra de escala, 12,5 micras.

3.- SSE/18-114". Detalle microestructural de una zona septal con LMN y aperturas incipientes (parte inferior). Obsérvese el marcado carácter fibronormal (el borde superior del septo ha sido remarcado sobre la foto). Barra de escala, 12,5 micras.

4.- LP2/10-41. Ejemplar lamelar con estructura tripartita y mesoplasmas en apertura (los bordes septales han sido remarcados sobre la foto). Barra de escala, 0,5 mm.

5.- LP2/10-9. Detalle con luz paralela de la región axial de los septos de un ejemplar de tipo tripartito con escasa apertura mesoplásmica. Puede observarse cómo la región fibronormal del esquema tripartito se agota hacia el eje, dando paso a un diedro lamelar de tipo inverso. Barra de escala, 0,5 mm.

6.- SSE/18-114". Ejemplar casi completamente fibronormal y de pequeño tamaño. Barra de escala, 1 mm.

7a-b.- SSE/105, ejemplar de desarrollo microestructural intermedio, ya que aunque es bastante cerrado hasta la base del cáliz, cuando se abre, recobra principalmente en regiones axiales, zonas de naturaleza lamelar (los contactos meso-estereoplasma han sido remarcados sobre la foto). Barra de escala, 1 mm.

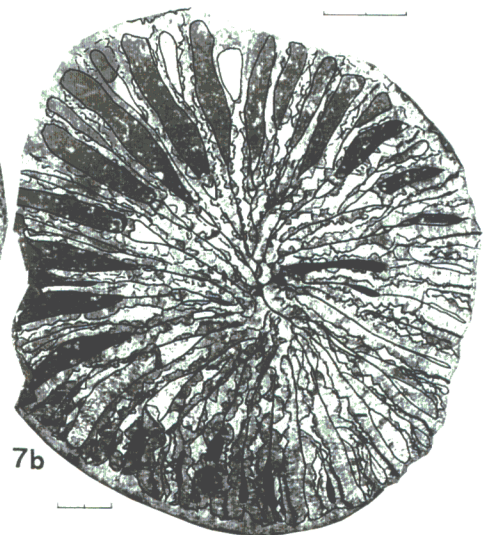
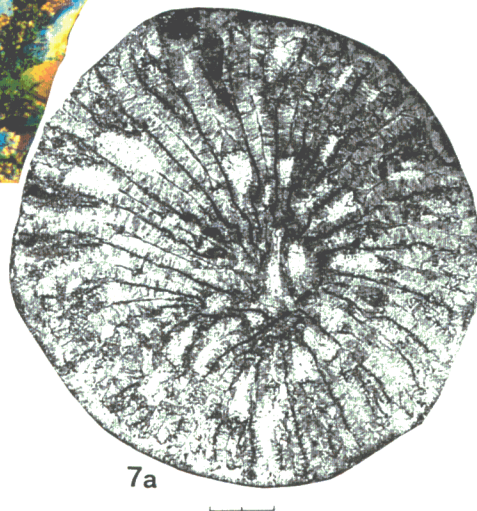
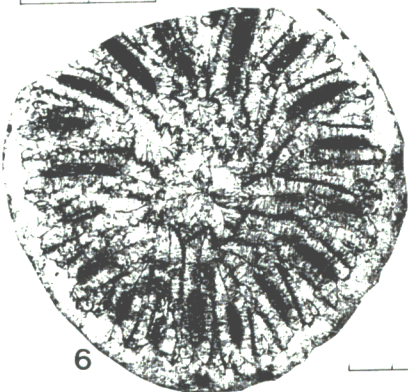
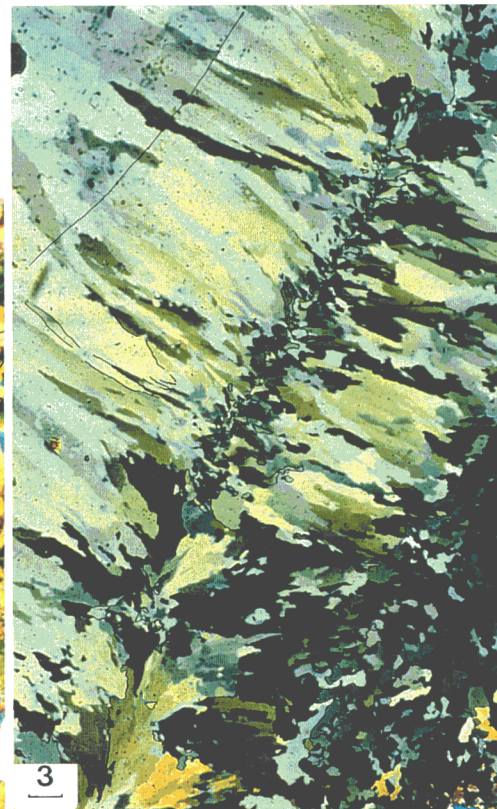
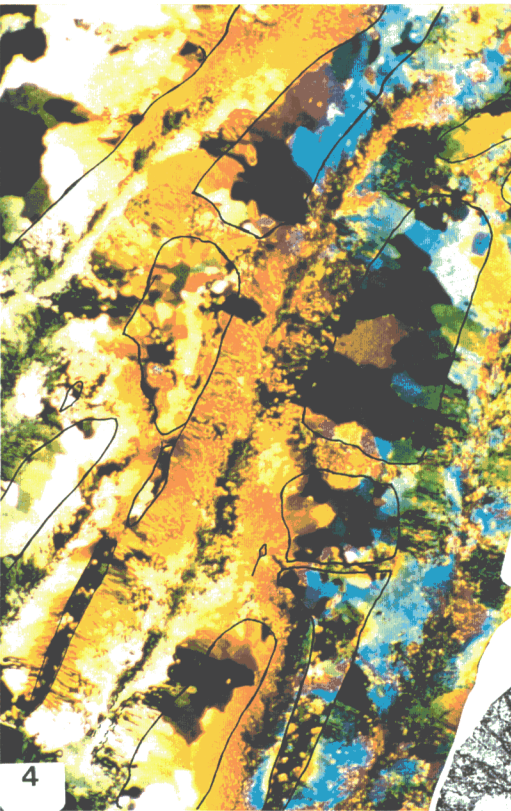
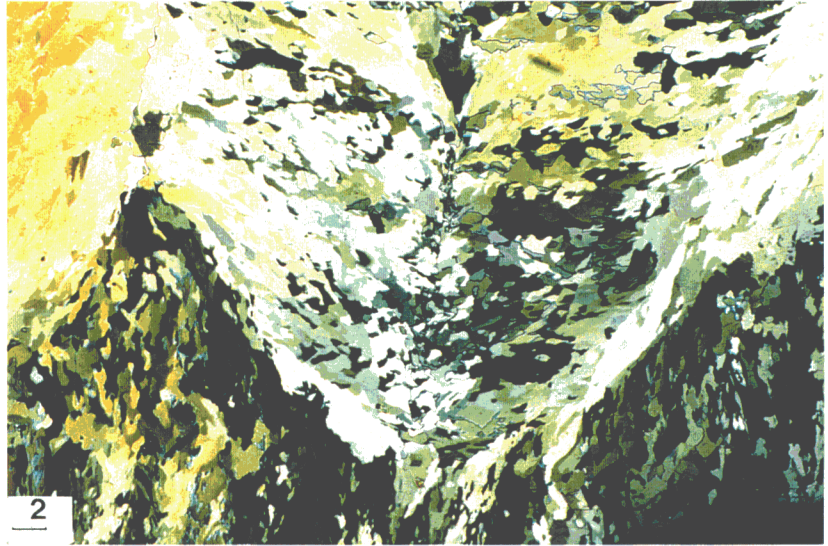


Lámina XXI

Morfología interna en *Saleelasma alta*.-

1.- LP2/10-29. Morfología pinnada con fuertes refuerzos fosulares, bases septales muy finas y escaso o nulo desarrollo de elementos septales adosados.

2a-b.- LP1/8-7. Morfología pinnada más regular. Obsérvese la relación inversa, mientras en el corte inferior la región axial está muy engrosada la muralla es fina, en el corte calicular esta relación se invierte.

3.- LP1/8-6. De nuevo un ejemplar de desarrollo irregular, que recuerda al de algunos ejemplares del plexo de *Rotiphyllum*.

4a-b.- MO4-3. De ápice a cáliz se observa de nuevo la misma relación que en 2 (para un detalle de la sección apical ver la fig. 84-1a').

5.- LP2/8-41. Ejemplar pinnado muy regular, con desarrollo de procesos septales adosados (ver la lám. XXIII-2).

6a-c.- LP2/9-19. La fase juvenil compacta persevera en la ontogenia dando lugar a una fase donde aparecen septos menores, de modo que la bases septales no llegan a adelgazarse. Las anomalías esqueléticas entre la muralla y la base septal son muy marcadas. La microestructura de las LMN se difumina tempranamente. Las crestas septales lanceoladas en el cáliz, son septos dobles formados por una pareja mayor-menor.

7a-d.- LP2/9-50. Ejemplar de desarrollo similar al anterior, pero con un estadio de desarrollo más avanzado en el que incluso llega a verificarse una apertura axial.

8a-c.- LP2/8-88. Microestructuralmente este ejemplar sufre procesos parecidos a los de los dos ejemplares anteriores, pero sin embargo, esta semejanza no va pareja a un cambio morfológico similar (no hay septos dobles, hay muy pocos adosados, la apertura axial y la radialidad no son tan evidentes, los grosores de las estructuras son medios).

9.- SSE/18-101, ejemplar pinnado similar a otros como LP2/8-41, pero de microestructura más claramente fibronormal.

10.- SSE/18-65. Ejemplar más pequeño y lamelar que el anterior, pero por contra con mucho mayor desarrollo de septos menores.

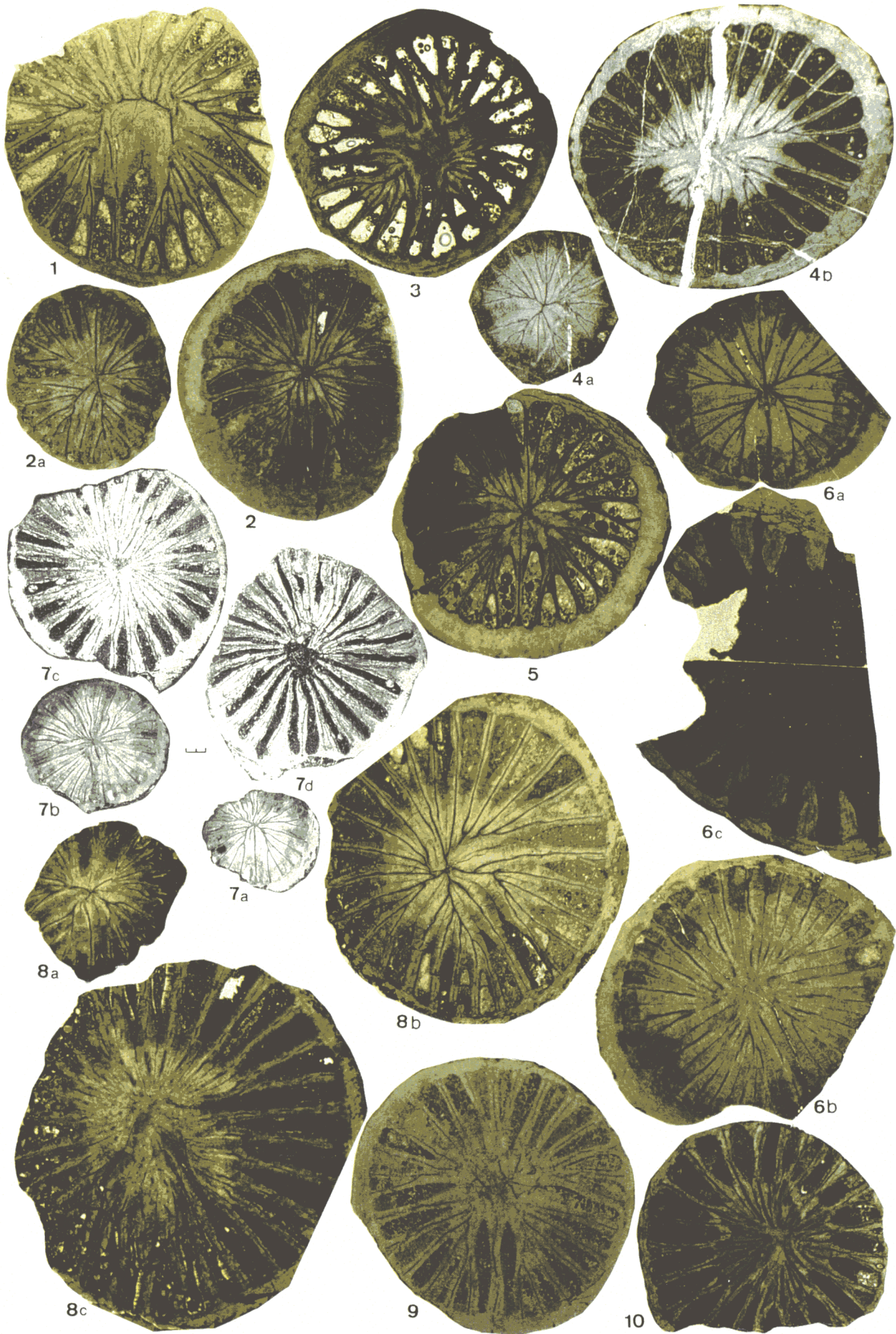


Lámina XXII

Alteraciones apicales y anomalías esqueléticas en *Saleelasma alta*.-

1a-1h.- LP1/8-8 (holotipo).

Enn 1a-c, tres secciones consecutivas en donde observamos la ontogenia, con un desarrollo intermedio entre las formas más derivadas y las más pinnadas. Este desarrollo es comparable al de LP2/8-88 (lám. XXI-8). Obsérvese en 1b, las anomalías en la muralla externa con la formación de falsos disepimientos y la abundancia de impurezas. Es de resaltar que la mayoría de los huecos interseptales están rellenos por matriz sedimentaria. Barra de escala en las tres secciones 1mm.

En 1d-f, observamos tres secciones pulidas consecutivas en el cáliz, para ilustrar la formación de un coralito nuevo a partir de la reorganización de la zona axial del coral. Las fotografías han sido realizadas con luz directa. Barra de escala en las tres secciones, 1mm.

En 1g observamos un detalle de la sección 1e, en donde se observa una zona del nuevo coralito aislada de la matriz sedimentaria pero sin el desarrollo aún de muralla externa. Toda la zona periférica está contaminada con residuos orgánicos asociados a la anomalía, barra de escala, 0,5 mm..

En 1h, observamos un detalle de 1f, en donde ya se ha verificado una mayor organización y ha aparecido muralla externa, a pesar de que persisten los residuos orgánicos en la periferia, barra de escala, 0,5 mm.

2.- LP2/9-50, sección calicular mostrando la organización perfectamente radial y la formación de la cavidad axial circular. Los septos dobles son muy notables, barra de escala, 1 mm.

3a-d.- LP2/9-19. Aspecto de las alteraciones apicales. En 3a observamos el aspecto externo del ápice, afectado por bandas más grises que corresponden a los interseptos deformados. En 3b, se observa el mismo ápice visto en norma vertical, con los interseptos rellenos por sedimento. En 3c y d, observamos con luz reflejada el aspecto de las anomalías en toda la periferia y como en detalle el tejido esquelético en la zona interseptal acrece de modo irregular. En todos los casos, barra de escala, 0,5 mm.

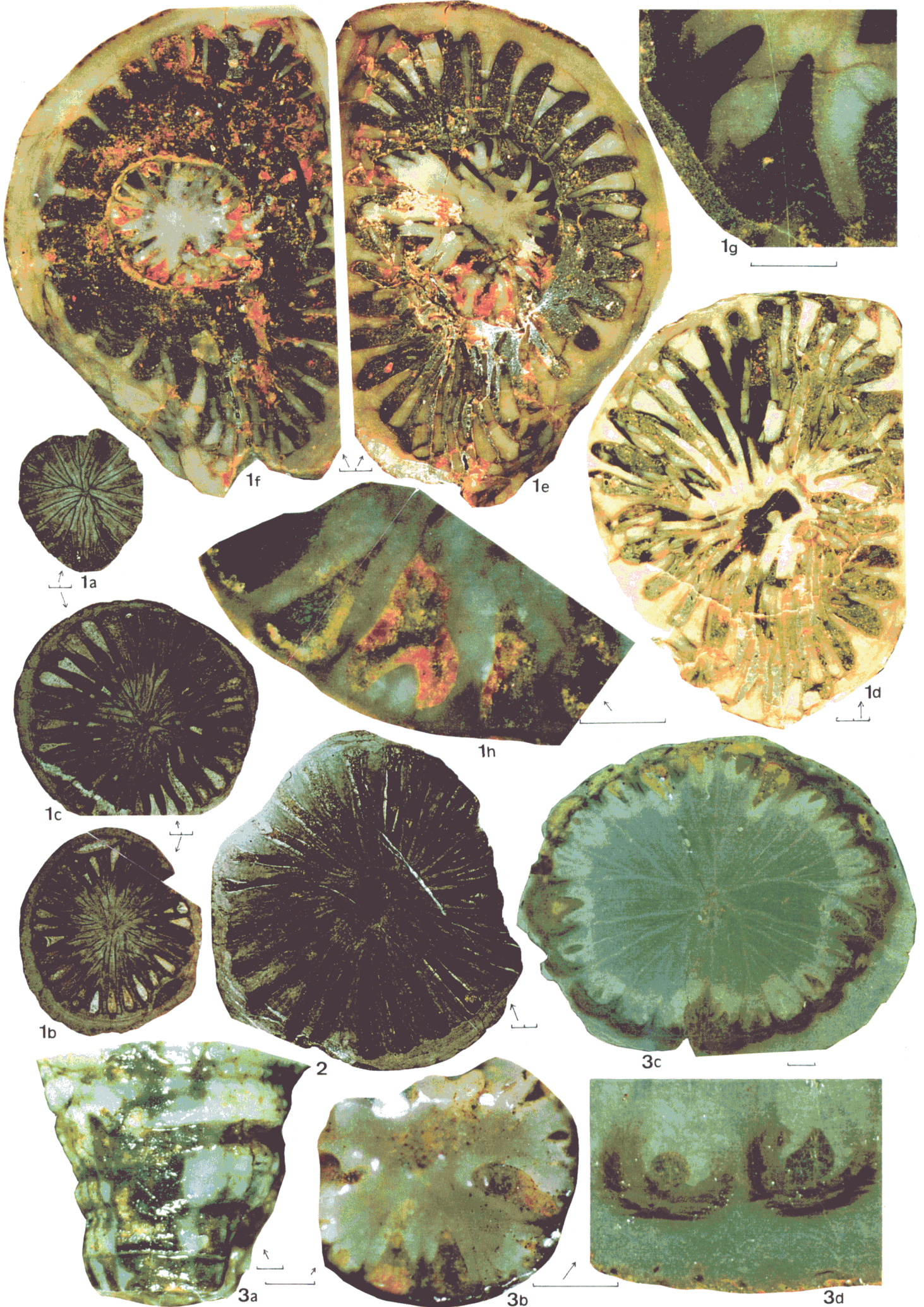


Lámina XXIII

Microestructura y detalles morfológicos en *Saleelasma alta*. La barra de escala en todos los ejemplares representa 1 mm, menos en 1a que representa 0,5 mm.-

1a-e.- LP2/9-50. En 1a, se observa la microestructura en zig-zag angular típica en la muralla externa. Tafonomía: en la zona externa el relleno silíceo de las perforaciones de talofitas produce una mayor resistencia al pulido y por tanto colores de interferencia más altos.

En 1b y b' se observa en una sección longitudinal, el aspecto con luz paralela y con nicoles cruzados respectivamente de una zona afectada por alteraciones apicales.

En 1c, podemos ver el aspecto en la zona más alta del cáliz de los septos dobles, ligeramente independizados. Obsérvese cómo las crestas septales se desarrollan en los laterales de la estructura. Tafonomía: el relleno sedimentario es a esta altura del cáliz de grano grueso (compárese con las fig. 1d y e del mismo ejemplar en esta lámina).

En 1d podemos observar las principales características de la microestructura, donde la zona medular está compuesta por tejido granular asociado a dos láminas medias (la del menor y la del mayor) semifusionadas, mientras que toda la periferia es fibronormal. Tafonomía: obsérvese la muralla doble abandonada y el relleno que hay entre medias, diferente y bastante más fino que el observado en 1c.

En 1e, se observa el aspecto de los septos dobles un poco más abajo en el cáliz. Se puede ver la discontinuidad e irregularidad peculiar desarrollada en las LMN de ambos septos (tanto menor como mayor) y el desarrollo de pequeños tubérculos en el trazado del borde externo. Ambas parte de la estructura parecen dirigir su crecimiento lateralmente en lugar de verticalmente. Tafonomía: como en 1d, el relleno es fino y contrasta con el relleno del cáliz más alto, indicándonos que el ejemplar ha sufrido dos fases de relleno y quizás reelaboración. Obsérvese los corpúsculos esféricos de naturaleza desconocida de la matriz cuya presencia parece ser previa a la formación de las empalizadas de recristalización y quizás al relleno sedimentario.

2.- LP2/8-41, detalle mostrando el aspecto de los procesos carenales, a septos adosados de este ejemplar pinnado. Tafonomía: obsérvese el relleno de grano grueso y cómo la matriz del mismo ha sido recristalizada.

3.- MO4-4, detalle en sección pulida tangencial, de procesos carenales. Lus directa.

4.- LP2/10-29, detalle en lámina convencional del aspecto lamelar de los refuerzos estereoplásmicos de la región más axial de los septos y los refuerzos fosulares. Dado que las bases septales se afinan tanto, el esquema tripartito parece perderse hacia la zona externa.

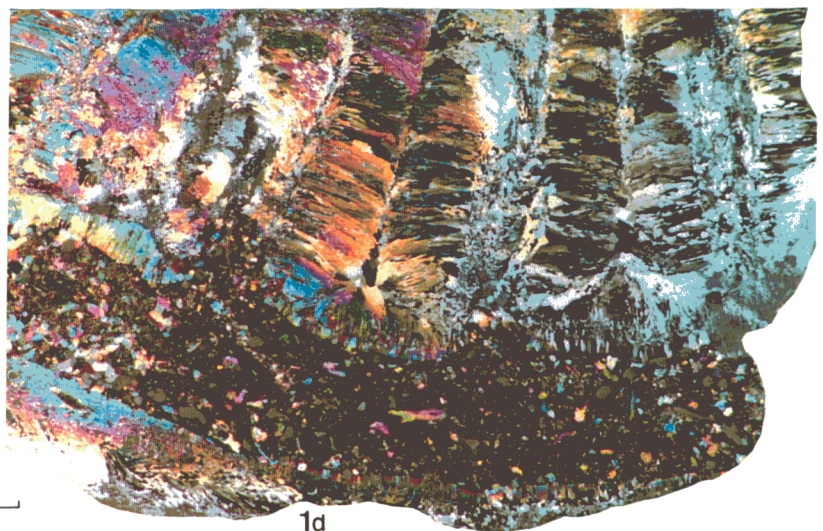
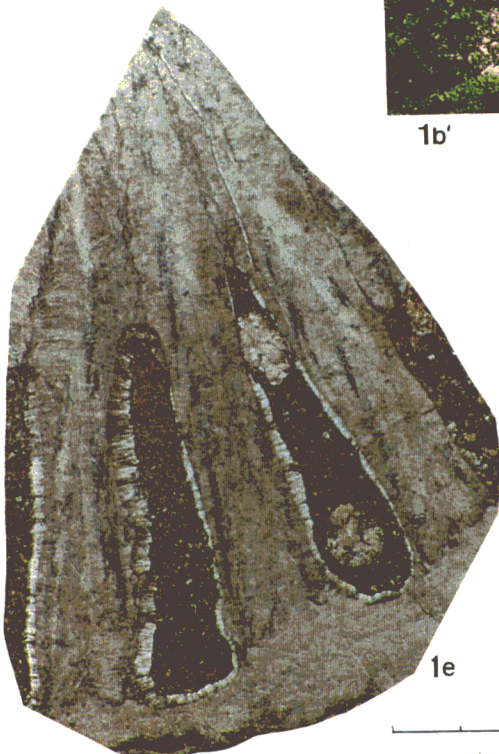
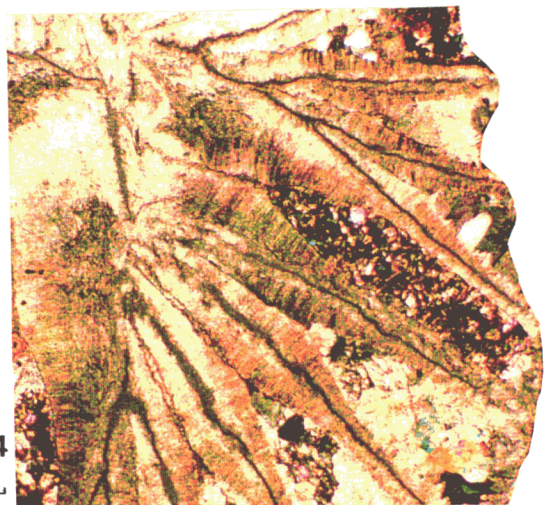
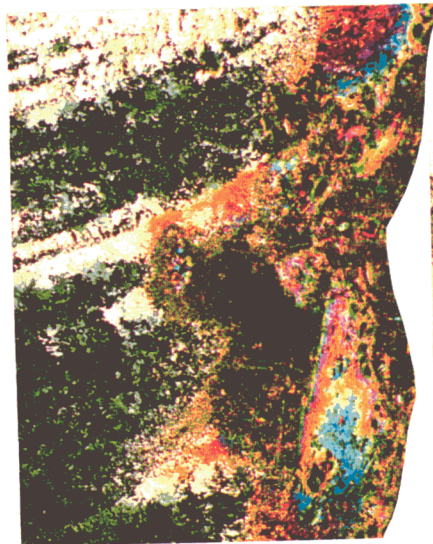
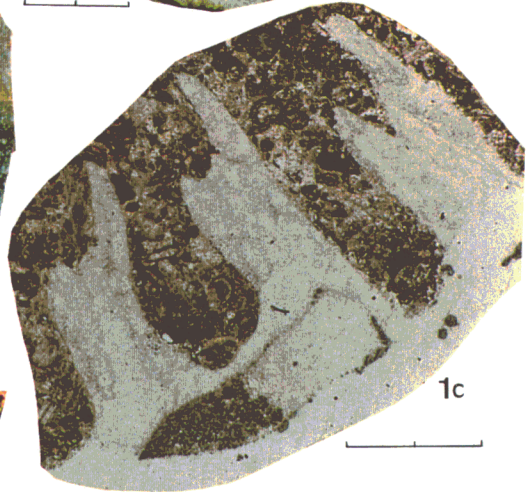
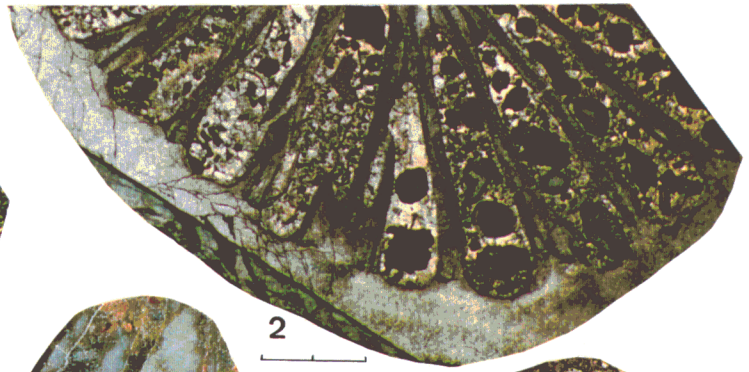
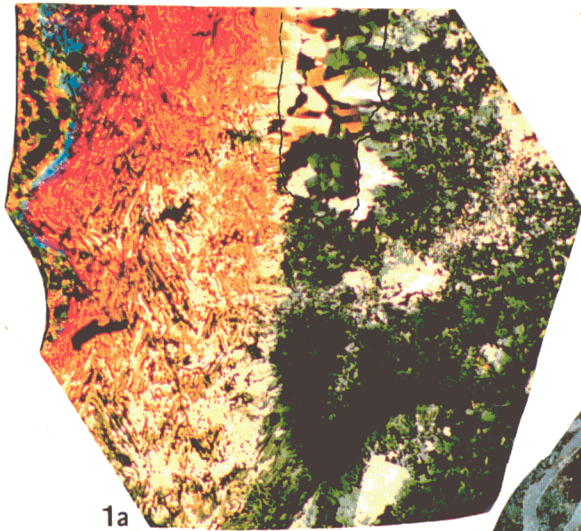


Lámina XXIV

Morfología interna en el plexo de *Rotiphyllum* (todos los ejemplares menos las figs.10, 15 y 16 a la misma escala, todos los símbolos de escala representan 1 mm.)

* *Rotiphyllum* sp. aff. *omaliousi*:

- 1.- SSE/15-27. Obsérvese el carácter "clavado" de las bases septales y la organización pinnada.
- 2.- SSE/15-14. Ejemplar similar al anterior pero más radial. Obsérvese las tábulas completas.
- 3.- SSE/15-19. Ejemplar de mayor tamaño y algo más radial. Obsérvese la región axial celular.

* *Rotiphyllum* aff. *rushmanum*:

- 4.- LP2/8-105. Ejemplar cilíndrico, con muralla laminar y una colonia de tabulados adosada.
- 5.- SSE/18-60. Ejemplar con tábulas completas y rejuvenecimiento periférico.
- 6.- SSE/18-49. Sección apical deformada por adaptación al sustrato.
- 7.- SEE/ 18-27. sección simétrica con septos sólo parcialmente nodosos.
- 8.- SSE/18-63. Ejemplar muy abierto, con tábulas completas bien desarrolladas.
- 9.- COU2-4.- Obsérvese la región axial masiva libre de finales septales y la nodosidad septal.
- 10.- LP2/10-42. Forma cilíndrica de gran tamaño. Obsérvese la muralla laminar y los necrosamientos desarrollados en la zona periférica. Los septos son nodosos y la región axial masiva, libre de finales septales.

* *Rotiphyllum trochophylloides*:

- 11a-c.- SSE/10-34 (holotipo), obsérvese la apertura axial anticardinal, la nodosidad septal y las tábulas completas.
- 12a-b.- SSE/10-54. Similar al anterior pero con caracteres diagnósticos menos desarrollados.
- 13.- SSE/10-36. Ejemplar con caracteres diagnósticos muy desarrollados. Obsérvese hueco axial.
- 14.- ADF/5-2.- Similar al anterior pero de mayor tamaño.

* *Rotiphyllum* aff. *charlestonense*:

- 15.- SSE/15-4. Obsérvese que también se desarrolla apertura anticardinal, pero el septo K alcanza un gran desarrollo y la microestructura de las bases septales no llega a ser nodosa.
 - 16.- LAI-101. Como en el caso anterior, apertura axial, pero escaso o nulo desarrollo de nodosidad.
- Tafonomía: obsérvese la matriz que es casi completamente arcillosa.

* *Rotiphyllum?* *saleelasmiforme*:

- 17.- SSE/15'-6. Ejemplar con la sección deformada por adaptación al sustrato.
- 18.- SSE/14-3, forma casi completamente radial, obsérvese las tábulas completas y concéntricas.
- 19a-b.- SSE/18-56. Ejemplar algo más pinnado y de tendencia fascicular, en el cáliz podemos observar algún septo adosado de escaso desarrollo.
- 20a-b.- SSE/18-58 (holotipo). Obsérvese la persistencia del septo cardinal, una de las características que diferencian a primera vista estas formas de quéllas del plexo de *Zaphrentes*.



Lámina XXV

Morfología interna en el plexo de *Rotiphyllum* (barra de escala en todos los ejemplares, 1mm).-

* *Rotiphyllum hudsoni*:

1.- LAII/6-14. Ejemplar con un notable desarrollo de pseudofósula antípoda. Obsérvese el estado intermedio de nodosidad incipiente pero contactos netos. Tafonomía: el relleno sedimentario fino está parcialmente sustituido por sílice reemplazante.

2a-c.- SC/3-3 (holotipo). Obsérvese el desarrollo completamente radial y los septos encontrándose en el eje. A diferencia del caso anterior, en este caso la nodosidad es mucho menor y la capa externa fibrosa del estereoplasma es predominante. Obsérvese el desarrollo patológico en la fig. 2c.

3a-c.- LAII/6-12. Ejemplar de menor tamaño y desarrollo algo más abierto (obsérvese las tábulas completas). El eje del coral está en posición algo excéntrica lo que provoca un desarrollo parcialmente girado.

4.- LAII/6-16. Típico aspecto que ofrece la entrida septal en el cáliz, en donde el lado más corto suele ser lateral (ni C ni K). Obsérvese la forma septal fuertemente lanceolada con la base estrecha.

* *Rotiphyllum costatum*.-

5.- SSE/10-28. Ejemplar con septos acunados y zona axial masiva libre de septos. Mesoplasmas abiertos.

6a-b.- SSE/14'-9. Ejemplar abierto axialmente. En ambas tomas se aprecian algunos detalles microestructurales típicos de las formas abiertas.

7a-b.- LP2/8-19. La sección inferior es similar a la de LP2/8-46, sin embargo la sección calicular muestra una región axial masiva libre de septos y mesoplasmas completamente abiertos.

8.- SSE/14'-20. Ejemplar con zona axial parcialmente abierta y caracter intermedio hacia *R. rushianum* respecto a la nodosidad. Tafonomía: obsérvese la fractura probablemente temprana pues parece afectar a un material aún no cementado.

9.- LP2/8-46.- Sección mostrando estructuras adelgazadas, numerosas tábulas y tipología septal acunada hacia el eje celular.

11a-12b.- SSE/14'-8. Ejemplar de tamaño medio, con mesoplasma cerrado y también cerrado axialmente. Destaca el gran grosor de la muralla en donde observamos contactos discordantes dentro de los diedros. Tafonomía.- Obsérvese la variación en el relleno: en la parte derecha del corte calicular los septos están recubiertos por un cemento fibroso de caracter primario, por debajo de él se desarrolla una zona más anaranjada ocupada por rombos dolomíticos dispersos (zona originalmente hueca) y por debajo matriz sedimentaria de tipo oolítico.

12a-11b.- SSE/10-75. Ejemplar de pequeño tamaño y mesoplasma cerrado. Obsérvese la sutura microestructural de los diedros lamelares en la fig. 11b.

13a-c.- SSE/18-13. Obsérvese la microestructura septal completamente abierta y la sección longitudinal en donde podemos apreciar el desarrollo axial abierto de naturaleza aular. ocupado por tejido estereoplásmico.

* *Rotiphyllum* aff. *charlestonense*:

10.- LP2/8-90, obsérvese la región axial masiva ocupada por tejido estereoplásmico concéntrico.



Lámina XXVI

Detalles morfológicos y microestructura en el plexo de *Rotiphyllum*.-

1.- SSE/10-40. Sección de un pequeño ejemplar del plexo de *R. costatum* en donde observamos una sección deformada por adaptación al substrato. Barra de escala, 1mm.

* *Rotiphyllum? petraiaforme*:

2a-b.- PÑ/1-2. Ejemplar con estructuras septales muy adelgazadas pero regulares. Obsérvese los septos menores contratingentes. Tafonomía: alrededor del ejemplar que es un clasto reelaborado dentro de una caliza grainstone, observamos una cubierta de origen algar. Barra de escala, 1mm.

3.- PÑ/4-19 (holotipo), obsérvese en este ejemplar el desarrollo laminar de la muralla externa y su relación más o menos rotifiloide con la base septal. Todas las estructuras, a diferencia del ejemplar anterior, están reforzadas por estereoplasma fibroso, lo que enmascara ligeramente el carácter contratingente de los septos menores. Barra de escala, 1mm.

4.- PÑ/1-13. Sección ampliada que muestra el carácter anómalo en el trazado de los septos y el desarrollo de cubiertas algares concéntricas alrededor del ejemplar. La correcta orientación del ejemplar resulta casi imposible debido a las alteraciones en la morfología normal (comparar con fig. 2). Barra de escala, 1mm.

* Microestructura:

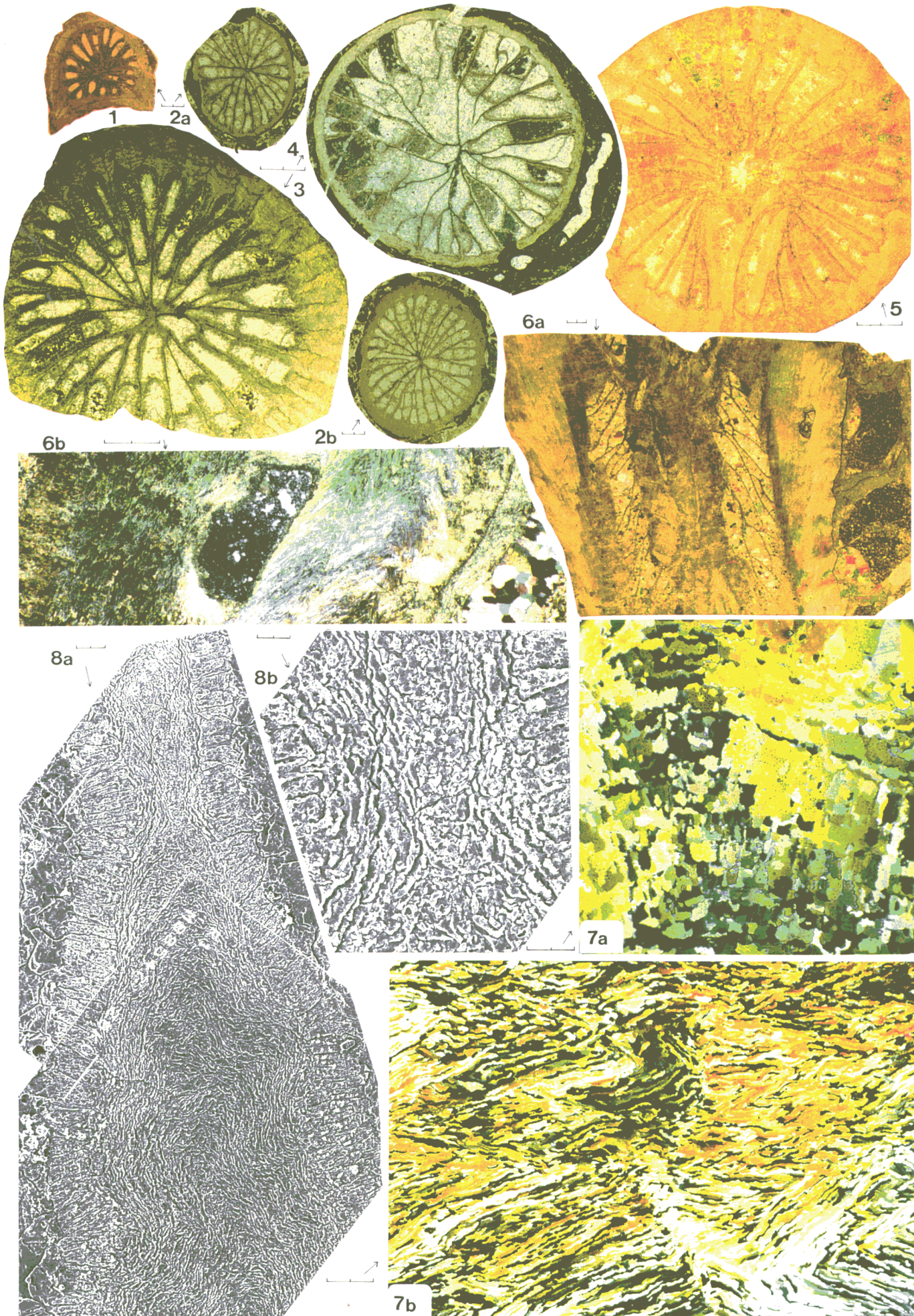
5.- SSE/14"-14 (ver esquema en la fig. 85-2). Obsérvese: Hueco axial. Contactos netos con la muralla externa gruesa y lamelar (pero sin diedros). Los mesoplasmas estrechos y vermiculares. El escaso pero constante desarrollo de la capa lamelar. El considerable desarrollo de la capa externa fibrosa. Barra de escala, 1 mm.

6a-b.- LP2/10-42. Sección longitudinal y detalle de la muralla externa. En 6a observamos las características de las tábulas, inclinadas hacia la periferia y la naturaleza de la región axial masiva, cuya estructura interna corresponde a una ligera depresión en el cáliz.. Destaca también la naturaleza laminar de la muralla y la dirección diagonal de desarrollo de dichas láminas. Además resalta la relación con la colonia de tabulados adosada en el lado derecho, en donde ambos bordes parecen haberse desarrollado a la par. Barra de escala, 1 mm.

En 6b observamos un detalle del necrosamiento en la muralla externa. Su morfología presenta base plana (adaptada a la lámina previamente segregada) y techo deformado por la retracción del tejido blando. El relleno de la cavidad en de tipo lutítico.

7a-b.- Detalles microestructurales en corte transversal del mismo ejemplar anterior. En 7a observamos el tipo de elementos prismáticos desarrollados a partir de lamelas que se forman en las regiones más fibrosas de las láminas murales (zonas internas). Barra de escala 50 micras. En 7b observamos el aspecto general de la zona laminar externa. En concreto esta fotografía está tomada en una zona de sutura entre diedros de desarrollo lateral. Barra de escala, 100 micras.

8a-b.- Ejemplar LP2/8-105. Aspecto al microscopio electrónico de un septo nodoso, donde sólo observamos fibras prismáticas en la zona externa de la estructura. La arquitectura de un septo nodoso corresponde a una fuerte ondulación del tejido lamelar mural cuando penetra hacia el eje. Estas ondulaciones son cupulares y por tanto producen elementos lamelares horizontales en el eje de la estructura, como podemos observar en 8a (barra de escala 50 micras). En la zona superior, cuando se ha verificado el estrechamiento, se produce la formación de LMN, cuyo detalle vemos en la fig. 8b (barra de escala, 25 micras). Dicha LMN no muestra una estructuración tan destacable como la observada en las LMN en cremallera de otros taxones (comparar con lám. I-g).



ABRIR CONTINUACIÓN LÁMINAS





ABRIR LÁMINAS

Lámina XXVII

Morfología interna de *Ufimia* en Los Santos de Maimona (barra de escala igual para todos los ejemplares, 1 mm.).-

* *Ufimia cerezoi*:

1a-b.- LP1/7-51. Ejemplar pinnado y abierto. Obsérvese el desarrollo de tábulas y los septos ropaloides. El adegazamiento cardinal es temprano, así como la diferenciación de protoseptos (1a).

2a-b.- LP2/8-43, ejemplar de tamaño similar al anterior pero mucho más compacto y sin desarrollo ropaloide.

3a-d.- LP1/8-10 (holotipo), el desarrollo compacto y asimétrico de las secciones precaliculares llega a transformarse y abrirse en el cáliz, en donde se observan septos ropaloides, tábulas y apertura mesoplásmica.

4a-c.- LP2/9-40, ejemplar de gran tamaño, cerrado y poco ropaloide que en el cáliz se abre por igual en todas sus zonas. Tafonomía: obsérvese cómo todos los huecos intraesqueléticos han sido ocupados por los grandes cristales de sílice reemplazante.

5a-d.- LP2/9-10, forma enana con apertura axial y reducción de la fósula cardinal.

6a-c.- LP2/9-33, forma radial con hueco axial bien desarrollado y pérdida de la fósula cardinal.

Obsérvese cómo estas características se correlacionan con un gran desarrollo de tábulas y septos muy ropaloides.

* *Ufimia bradbournensis*:

7a-b.- LP1/7-25, ejemplar de escaso tamaño y de tipología septal poco avanzada (principalmente lamelar). Tanto en este ejemplar como en el siguiente, obsérvese el escaso desarrollo de los septos menores y la ausencia de tábulas.

8a-b.- MO4'-Uf1. Ejemplar similar al anterior. Tafonomía: obsérvese la faceta erosiva original en la zona superior derecha de 8b.

* *Ufimia* sp. 2:

9.- LP2/8-4, obsérvese la apertura axial y la irregularidad del trazado septal.

10.- CA/24-?, obsérvese el hueco axial de apertura anticardinal y la relativamente alta densidad septal y longitud de los septos menores. Tafonomía: el ejemplar está intensamente afectado por sílice de borde.

11.- LP2/9-6. Obsérvese el desarrollo del hueco axial y los septos claramente ropaloides. Tafonomía: el septo antípoda está afectado en su mitad por una mesoperforación.

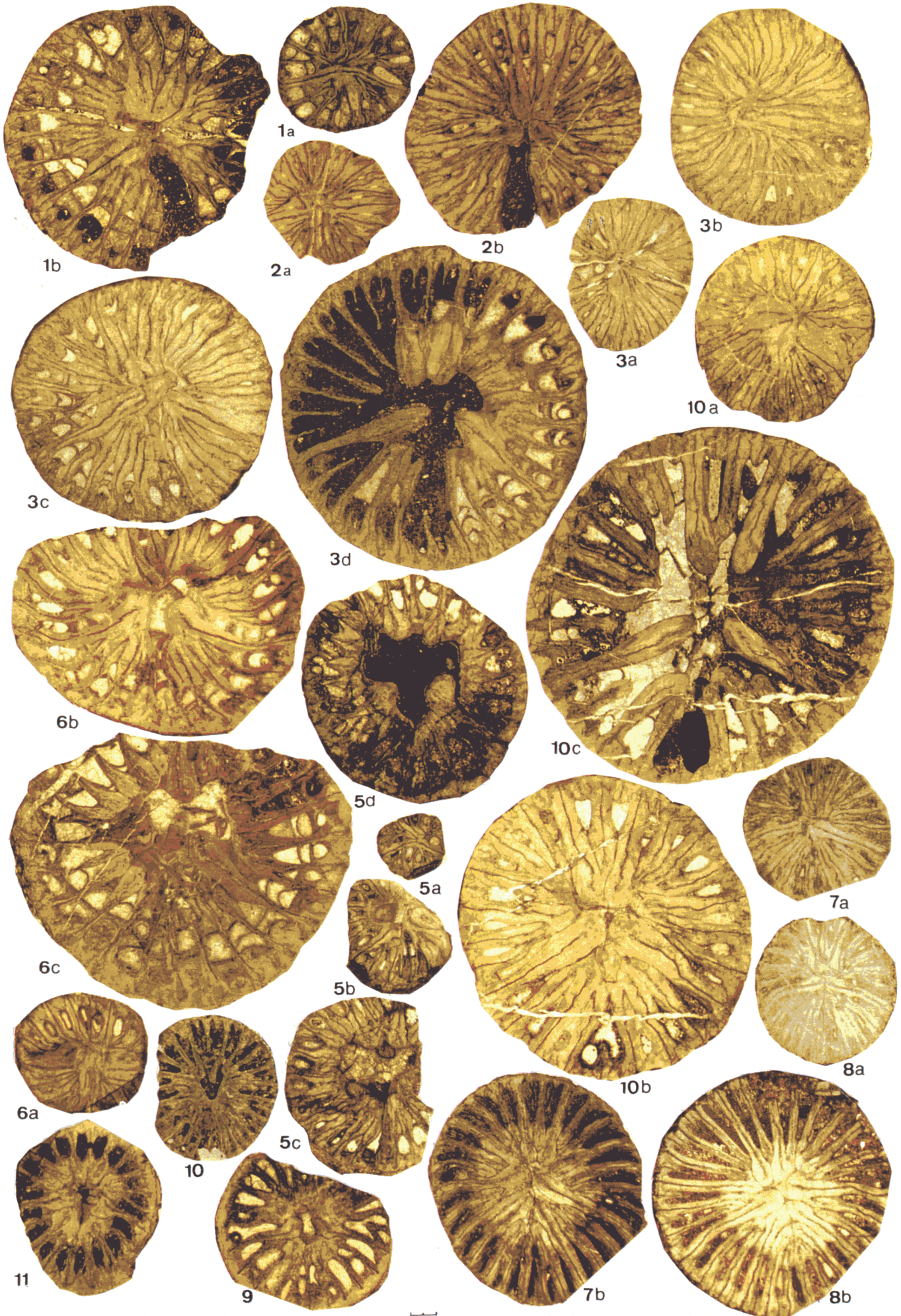


Lámina XXVIII

Morfología interna de *Ufimia* en la Sierra de la Estrella (barra de escala para todos los ejemplares, 1mm.)

1a-b.- SSE/15-1 (*Ufimia* sp.4). Secciones transversal y longitudinal de esta forma peculiar de *Ufimia*. Obsérvese el hueco axial nítido y el peculiar desarrollo de los septos menores. También es reseñable el escaso desarrollo ropaloide y la nula apertura de los mesoplasmas.

2.- SSE/18-98 (*Ufimia cerezoi*) sección longitudinal en donde observamos el intenso bandeo desarrollado en los septos ropaloides de este ejemplar, producido por capas de fibroides que interrumpen progresivamente los diedros lamelares. Tafonomía: Obsérvese en los huecos septales una fase con películas ferruginosas; corresponde a la fase de cemento-reemplazamiento que hemos identificado como dolomita barroca.

3a-c.- SSE/18-38 (*Ufimia bradbournensis*), ejemplar pequeño pero con organización típica de la especie. Obsérvese el gran desarrollo de los menores.

4.- SSE/15-3 (*Ufimia bradbournense*) Ejemplar de tamaño máximo y microestructura fibronormal muy desarrollada, obsérvese el alto grado de simetría de esta organización.

5a-c.- SSE/10-29 (*Ufimia* sp. 1, forma intermedia entre sp.1 y *U. bradbournensis*). En este ejemplar observamos cómo comienzan a marcarse los caracteres típicos de esta especie, amortiguación de la diferenciación en las longitudes septales etc. Tafonomía: en el corte calicular observamos un avanzado estado de recristalización de la matriz con el desarrollo de acículas en algunos interseptos.

6.- SSE/12-1 (*Ufimia* sp.1), en este ejemplar se observan los caracteres principales que caracterizan al grupo como son la amortiguación en la diferenciación septal la ausencia de finales ropaloides o la radialidad (otro detalle de este ejemplar puede verse en la lámina XXXVI de Tafonomía, pues el cáliz también está afectado por recristalización avanzada).

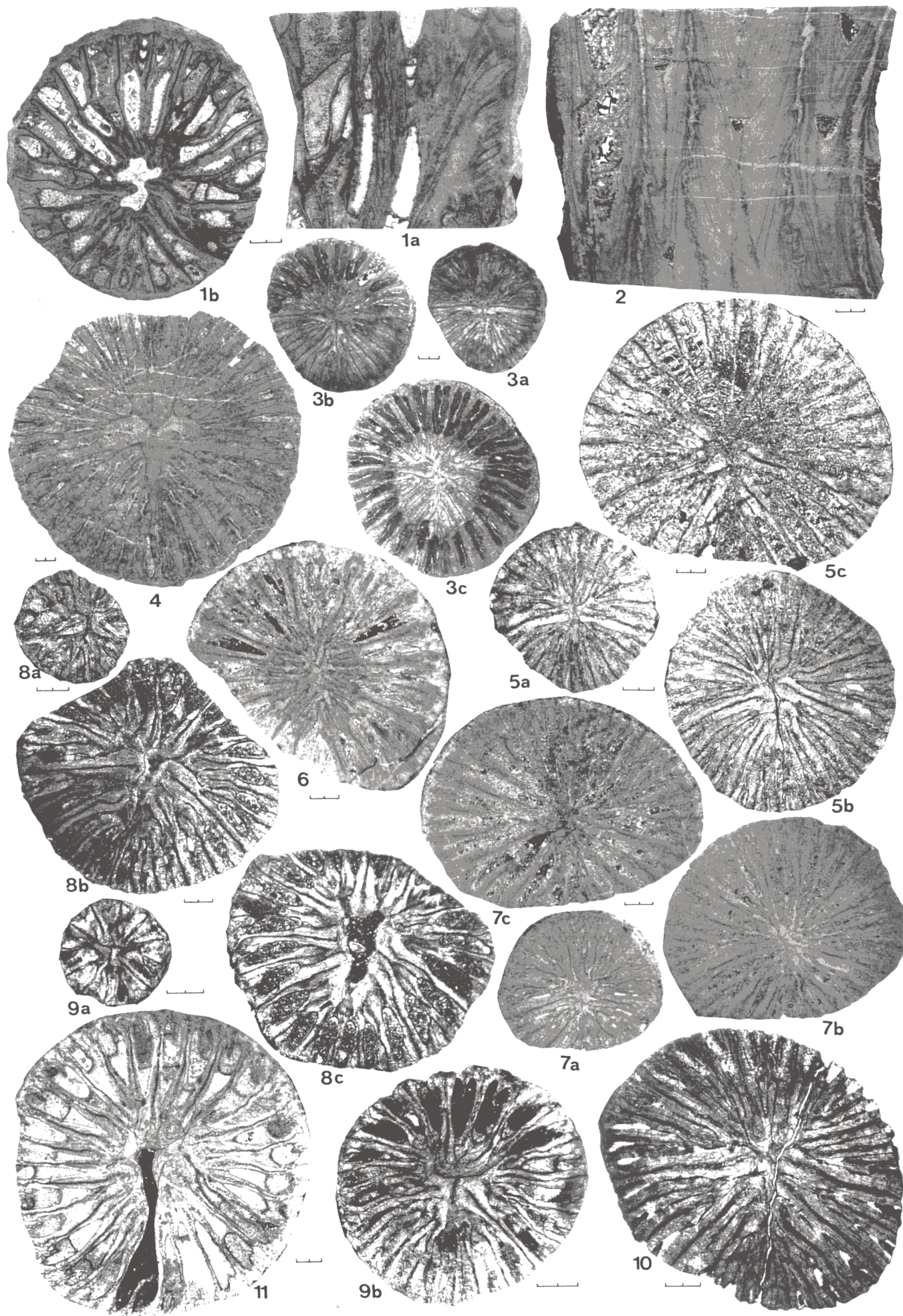
7a-c.- SSE/12-4 (*Ufimia* sp. 1), en este ejemplar observamos además la evolución microestructural, con la desaparición gradual de las láminas medias y la crenulación presente en las bases septales.

8a-c.- SSE/18-14 (*Ufimia* sp.3) forma enana, antipinnada, de gran desarrollo lamelar y ropaloide. Obsérvese en 8c la ruptura singenética del final septal que afecta al septo alar izquierdo.

9a-b.- SSE/18-61 (*Ufimia* sp. 3) ejemplar similar al anterior, aunque de morfología algo más radial.

10.- SSE/18-31 (*Ufimia bradbournense*) ejemplar muy lamelar y con un pequeño hueco axial. Las LMN están bastante bien desarrolladas.

11.- SSE/18-110 (*Ufimia cerezoi*). Obsérvese el desarrollo simétrico y el las LMN marcadamente entrecortadas en la región axial ropaloide.



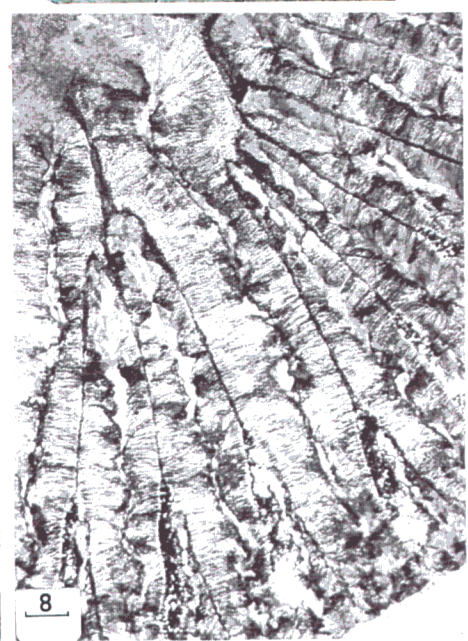
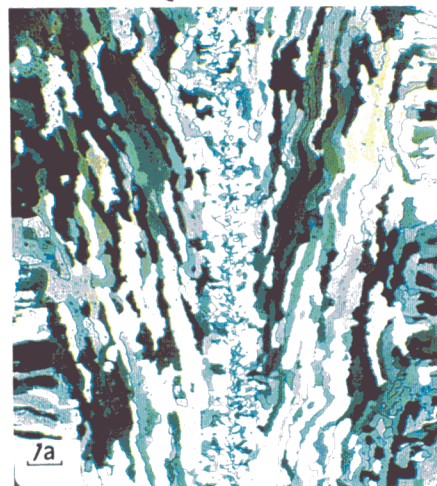
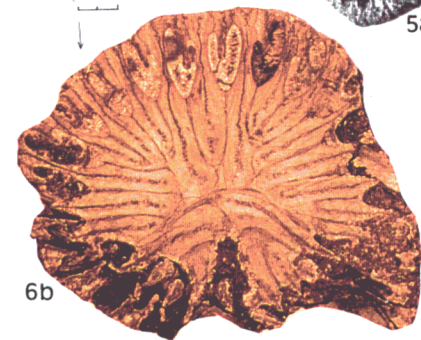
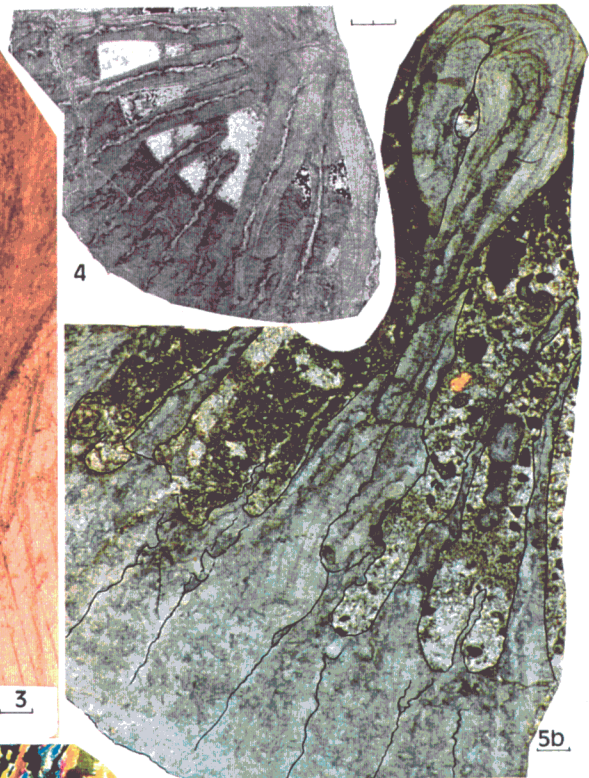
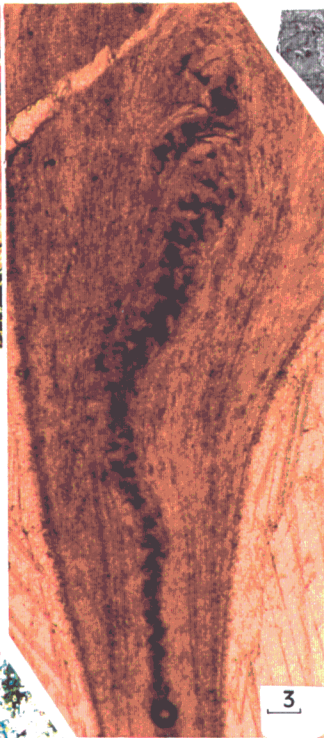
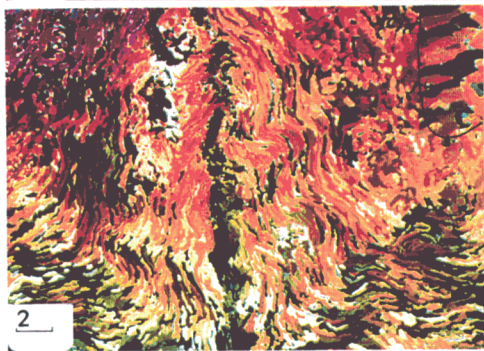
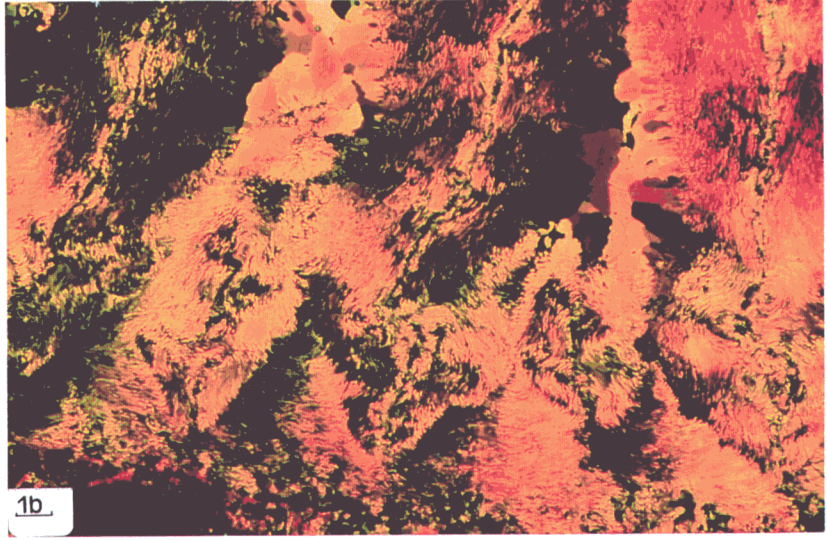
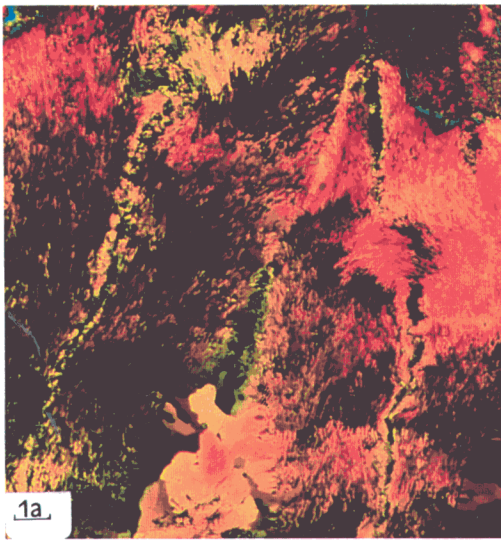


Lámina XXX

Morfología interna para el grupo de *Amplexizaphrentis? hispánica* (barra de escala para todos los ejemplares, 1 mm.).-

1a-d.- LP2/10-31, obsérvese en toda la serie la evolución progresiva de la fósula cardinal, el progresivo desarrollo del septo antípoda y de las diferenciaciones fasciculadas de las longitudes septales. En la sección 3ª se observa un necrosamiento parcial en la muralla externa de la zona antípoda.

2a-b.- LP2/8-101 (holotipo). En la sección superior, que corresponde al diámetro mayor registrado, observamos una cierta regularización de las longitudes septales en los sectores antípodas. Obsérvese cómo el septo cardinal aún no se ha retirado, continua presente apoyado en el lado derecho de la fósula. Tafonomía. tanto en este como en otros ejemplares del grupo se observan numerosas fracturas que provocan la rotura de los ejemplares en afloramiento.

3a-d.- LP2/10'-1 (*Amplexizaphrentis* aff. *zaphrentiformis*). Obsérvese la gran regularidad de la disposición septal y la aparición de aperturas mesoplásmicas en las bases septales principalmente en el corte calicular. Tafonomía: El ejemplar está afectado por fracturación y silicificación, la matriz es oscura y fina y en detalle está formada por pequeños cristales rómbicos.

4.- LP1/7-41. Ejemplar probablemente juvenil en donde no se observan los grandes grosores septales típicos en otros ejemplares.

5.- LP2/9'-2 Ejemplar anómalo en el que no llega a desarrollarse fósula cardinal.

6a-c.- SSE/18-116. Ejemplar bastante recto que en el cáliz amortigua desigualdades septales y presenta capas fibroides entre sus diedros.

7.- LP2/8-93. Ejemplar de pequeño tamaño, probablemente juvenil, como indica su desarrollo más abierto y laxo.

8a-c.- LP2/10'-2 (*Amplexizaphrentis* aff. *zaphrentiformis*), ejemplar con las mismas características morfológicas y tafonómicas que el de la fig. 3.

9.- LP2/8-97. Sección adulta y abierta de un ejemplar menos masivo que los típicos de la especie.

10.- LP2/8-66. Compárese las desigualdades desarrolladas en este ejemplar con las observadas en el cáliz del holotipo (figura adyacente 2b).



Lámina XXXI

Microestructura para el grupo de *Amplexizaphrentis hispanica*.-

1.- LP2/9'-2. Detalle microestructural de uno de los ejemplares anómalos de esta especie. Obsérvese en gran desarrollo fibroso en las capas externas de los septos, quizás relacionable con su estructura más verticalizada y abierta. Barra de escala 0,5 mm.

* Ejemplar LP1/7-11 (2, 3, 4 y 5, barra de escala, 50 micras).

2.- El detalle se refiere a la zona más cercana a la base de un septo que muestra zig-zag en la zona inferior y diedro inverso simple en la superior. El contacto entre ambas regiones es discordante.

3.- Casi en continuidad con la foto anterior, observamos el detalle microestructural de la zona externa de la muralla en la zona juvenil del ejemplar. Los zig-zag tienen aún carácter más bien angular.

4.- Zona medioseptal con la LMN retorcida. Esta disposición afecta al tejido lamelar del diedro dando lugar a elementos cortados tangencialmente.

5.- Estructura del diedro normal (abierto hacia el cáliz) vista en sección longitudinal.

6.- Aspecto marcadamente ondulado que acaba adquiriendo el zig-zag en zonas caliculares. Barra de escala 25 micras.

7.- LP2/8-97, sección tangencial a la muralla externa mostrando la estructuración en caja de huevos. Barra de escala, 0,5 mm.

8.- RR/35-2: Crenulación en caja de huevos, vista en corte transversal. El fenómeno afecta también a la base septal, no sólo a la muralla externa. Barra de escala 0,5 mm.

9.- SSE/18-116. Detalle de la muralla externa crenulada, mientras que en los septos se ha desarrollado una capa externa fibrosa. Barra de escala, 0,5 mm.

10.- LP2/9-41. Obsérvese el desarrollo de la estructuración septal girada, barra de escala, 1 mm.

11.- SSE/15-26. Ejemplar reelaborado (dos rellenos diferentes) y recubierto por una colonia de tabulados. Interpretamos que esta colonia se instaló sobre el resto reelaborado ya que el relleno de la misma coincide con el segundo relleno en el cáliz del coral. Barra de escala, 1mm.

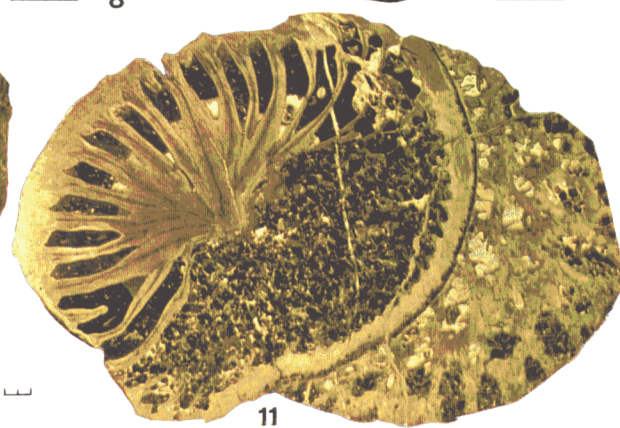
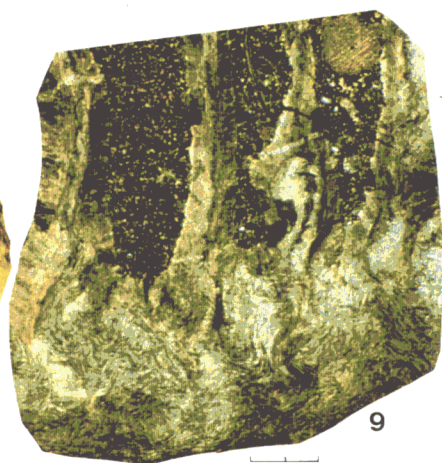
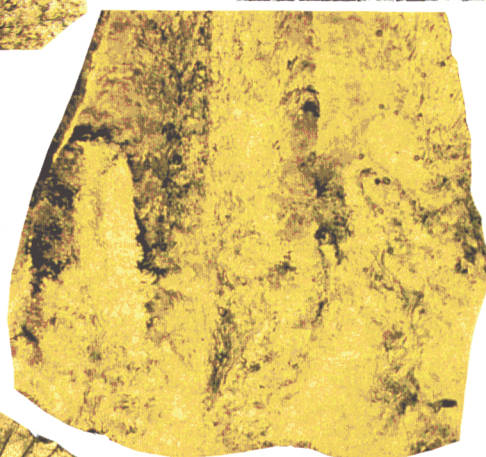
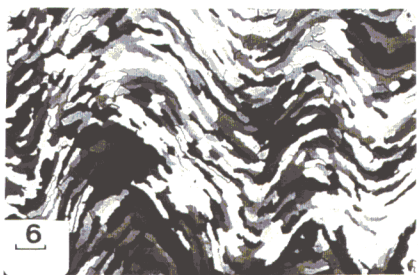
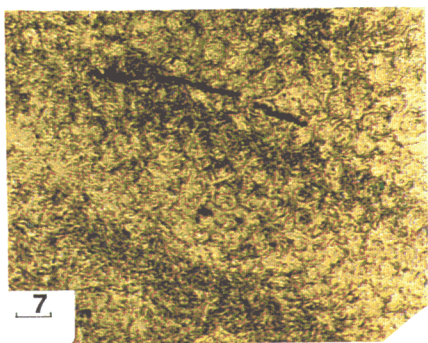
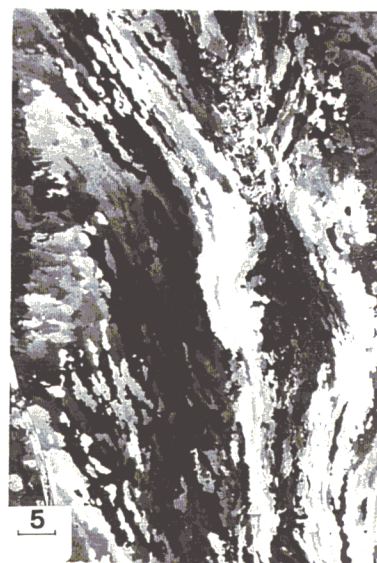
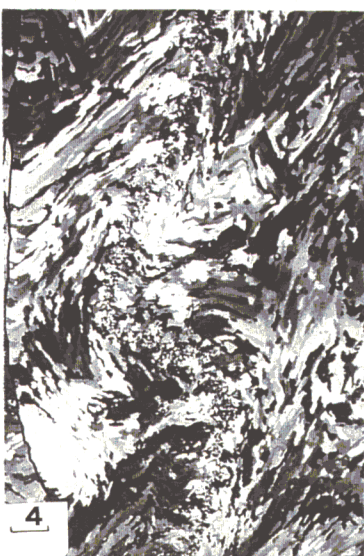
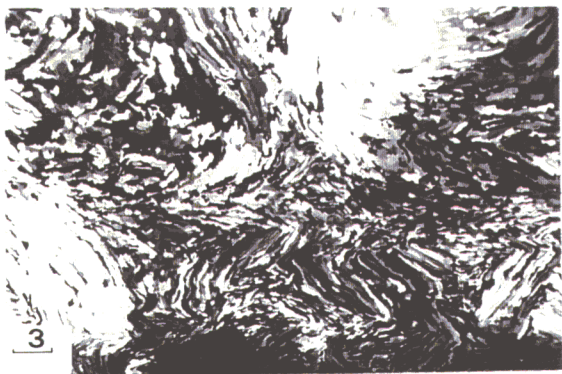
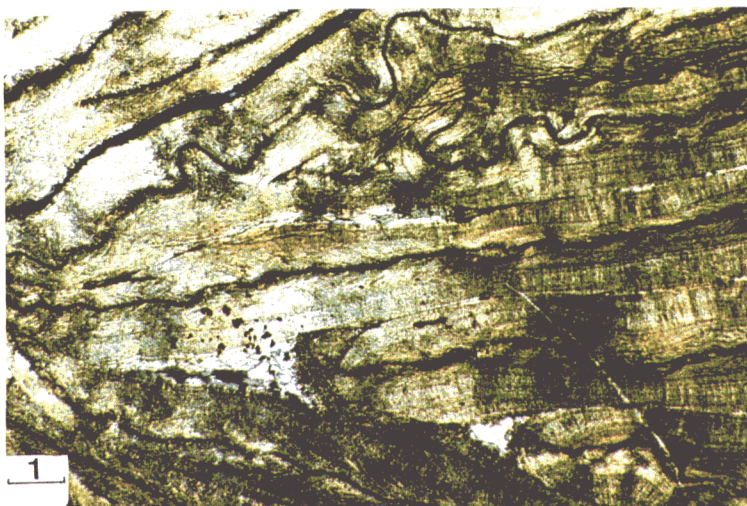


Lámina XXXII

Morfología interna y microestructura para el grupo de *Pentaphyllum expansum* (barra de escala en todas las secciones, 1 mm, en los detalles microestructurales, barra de escala 0,5 y 0,25 mm respectivamente)

- 1a-b.- SSE/18-15. Sección juvenil de geometría irregular y adulta cerrada axialmente pero con adelgazamiento antípoda.
- 2a-c.- SSE/18-37. Ejemplar similar al anterior pero más simétrico. Se observa el aspecto de la microestructura fibronormal.
- 3.- SSE/15-5. Ejemplar en el que no se observa la simetría pentafileide, debido a su morfología externa totalmente abierta y patelada.
- 4a-c.- SSE/18-8 (holotipo). Sección juvenil irregular. En la sección adulta muestra el igualamiento antípoda y apertura axial incipiente.
- 5.- SSE/24-13. Ejemplar totalmente cerrado, con un gran desarrollo pentafileide, obsérvese cómo el antípoda prácticamente no ha aflorado aún.
- 6.- LP2/8-98. Ejemplar en el que observamos una filoteca axial muy nítida.
- 7a-b.- LP2/8-100. Ejemplar al comienzo de la apertura axial. Obsérvese cómo los septos laterales se unen por parejas.
- 8.- SSE/18-89. Sección longitudinal mostrando cómo la apertura axial se produce al ensanchar el coral tras una fase apical vermiforme.
- 9.- SSE/18-36. Ejemplar patelado y adaptado al sustrato que ha perdido la simetría pentafileide.
- 10.- SAL-1. Sección longitudinal mostrando las tábulas en forma de mesa de este ejemplar amplexoide.
- 11a-b.- SSE/18-35. Ejemplar con gran adelgazamiento antípoda. Su microestructura, cuyo detalle observamos en 11b, tiene elementos de tendencia tridente, algo alejados de las típicas fibras lisas de la mayoría de los ejemplares.
- 12a-b.- SSE/10-33. La microestructura de este ejemplar difiere aún más del tipo fibronormal típico que el ejemplar anterior. La mayor diferencia está en la forma de los microelementos, marcadamente tridente.
- 13a-b.- LP2/8-83. Sección juvenil con una cruz muy bien desarrollada que hacia el cáliz iguala sus protoseptos y forma parejas entre septos de cuadrantes opuestos. La apertura axial sólo es incipiente.
- 14a-c.- SC/3-2. La sección está tomada al comienzo de la fase amplexoide de este ejemplar. Se observa cómo el patrón pentafileide ha sufrido una clara igualación y cómo se anuncia ya el hueco septal.
- En 14b, observamos un detalle de la microestructura fibronormal típica del grupo, con fibras bien dibujadas y bastante lisas. En la zona de eje los elementos forman grupos divergentes (aspecto trabecular) que se homogenizan hacia la zona exterior. Al doblarse lateralmente la LMN, provoca que los elementos fibrosos se enfrenten en su crecimiento, produciendo un contacto discordante. EN 14c, observamos el aspecto de otro septo en el que las secciones laterales de las fibras son sustituidas por amplias regiones de fibras cortadas perpendicularmente (son las zonas de aspecto más granular). Esto implica que la lámina media también debió segregarse doblada en la vertical, y produciendo zonas oblicuas de surgimiento de fibras.



Lámina XXXIII

Morfología interna en el grupo de Miscelánea (barra de escala en todos los ejemplares, 1mm.).-

* *Sychnoelasma* sp.:

1a-b.- SA/4-2. Obsérvese la microestructura casi completamente abierta de este ejemplar con importante desarrollo de mesoplasmas aserrados.

2a-c.- SA/4-1. En este ejemplar sin embargo destaca la perseverancia de las LMN hasta la misma apertura calicular. Obsérvese en este último corte la naturaleza reelaborada del fósil, que presenta una faceta erosiva muy clara en la zona superior izquierda.

* Gen. et sp. indet. nº 3:

3.- SSE/14"-15. Ejemplar con apertura escasa y septos menores claramente contratingentes.

4.- COU2-30. Se observa un aulos abierto.

5a-b.- COU2-33. Se observa una retirada anticardinal y un septo antipoda de longitud notable.

* Gen. et sp. indet. nº 2:

6a-b.- MO4-?. La sección juvenil guarda semejanzas con *Ufimia cerezoi*, sin embargo en la sección adulta, la no diferenciación de alares y periantipodas y el mayor desarrollo del cardinal, acerca este ejemplar a algún tipo de policoélido.

* Gen. et sp. indet. nº 1:

7a-b.- RR/35-4. Obsérvese la semejanza entre la sección juvenil de este ejemplar y la del siguiente. En ambos casos las LMN están aún bien desarrolladas y los septos son fibronormales.

8a-b.- CA/43-15. En la sección adulta se pierde casi por completo la separación entre los distintos septos además de no observarse mesoplasma, con excepción de las bases septales. En las regiones abiertas la tipología septal puede describirse como microfibrosa.

* Gen et sp. indet. nº4:

9.- SSE/24-?. Este ejemplar parece mostrar microestructura lamelar aunque con un escaso o nulo desarrollo de lámina media.

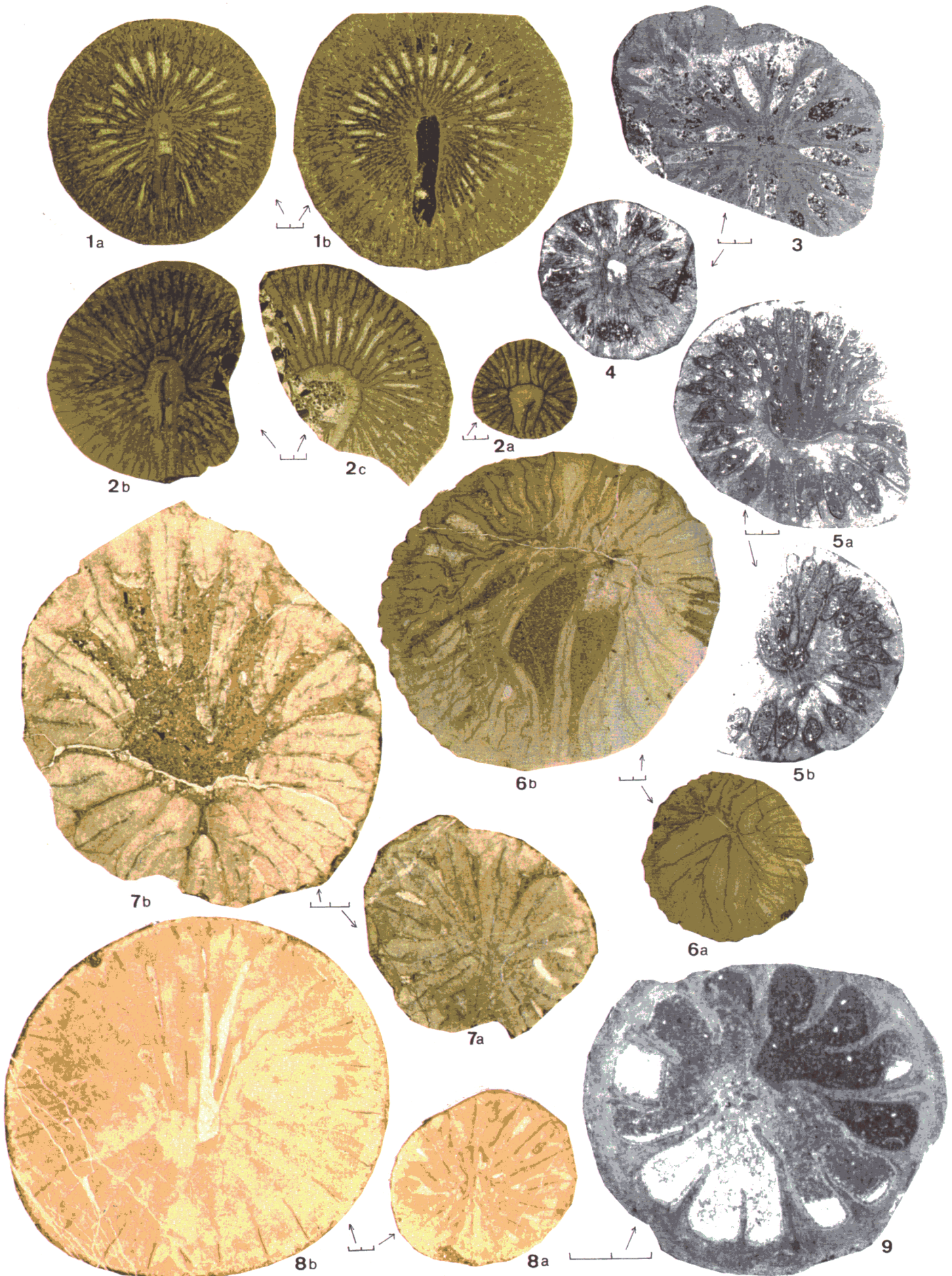


Lámina XXXIV

Tafonomía I.

*Alteración de afloramiento:

A.- Sección transversal de LAI-119 (*Zaphrentites* spp. grupo E) donde observamos el aspecto contrapuesto de una faceta de disolución (zona inferior) frente a una costra pedogénica (parte superior). Obsérvese el carácter levemente laminar y poroso de la corta pedogénica. Barra de escala 1 mm.

B.- Vista externa en norma lateral de LAII/4-15 (*Soschkineophyllum? rodriguezi*), en donde se observa una faceta de disolución en la zona cóncava. Obsérvese los bordes agudos pero la superficie alterada ligeramente convexa que implicaría la posibilidad de abrasión en afloramiento. El ejemplar está prácticamente completo tanto en el ápice como en el cáliz, de modo que su alteración superficial se debe a efectos de alteración actual. A tamaño natural.

C.- Vista externa del lado convexo del ejemplar LAII/4-14 (*Claviphyllum? sandoi*). En este caso la faceta de disolución es bastante profunda. Los borde externos son agudos, pero internamente el aspecto es suave y ondulado. A tamaño natural.

D.- Aspecto de detalle de la muralla externa de LAI-34 (*Zaphrentites* spp. grupo F). Se observan filas de aspecto capilar jalonadas de pequeñas esferas. Estas perforaciones son interpretadas como debidas a actividad fúngica. Obsérvese que las esferas no tienen relleno. Barra de escala, 50 micras.

* Alteración tafonómica:

E.- Vista externa de LP2/10-42 (*Rotiphyllum* aff. *rushianum*) mostrando la relación entre la colonia de michelinias adosada al ejemplar y su crecimiento cilíndrico. Tamaño natural.

F.- Vista externa lateral del ejemplar LP1/7-41 (*Amplexizaphrentis? hispanica*) en el que podemos observar la compresión del cáliz, cuya morfología está caracterizada por la organización interna de las partes esqueléticas. Tamaño natural.

G.- Detalle del aspecto de la muralla externa de LAI-66 (*Zaphrentites* spp. grupo F). Se observa el trazo externo de las perforaciones de talofitas, cuyo relleno silíceo es más resistente a la disolución que la muralla carbonática. Podemos apreciar una red sin organización en donde no se observan bifurcaciones ni cámaras con un aspecto peculiar. Escala 1 mm.

H.- Aspecto en LU de el relleno de las perforaciones en la muralla externa de CA/43-15 (Gen. et sp. indet. nº1). En el interior de las mismas se observan esferoides opacos más o menos alterados. Los bordes de la perforación están alterados por ehuedralización de los cristales de la microestructura. Escala, 50 micras.

I.- Aspecto de los esférulos en una cavidad intraesquelética (ejemplar LP2/9-35, *Soschkineophyllum? rodriguezi*). Obsérvese cómo algunos forman un anillo abierto, otros son esferas compactas aunque más o menos transparentes y finalmente otros aparecen como filamentos sueltos y masas deshilachadas. Escala 50 micras.

J.- Aspecto de un septo en el cáliz abierto que ha sufrido intensa microperforación (ejemplar LP28-105, *Rotiphyllum* aff. *rushianum*). Se observa cómo el interior de las perforaciones presenta el mismo tipo de recristalización de la matriz, e incluso cómo la fase de empalizada fibrosa que se desarrolla en el lado izquierdo de septo puede ser también reconocida en el interior de alguna perforación (los bordes reales de la perforación han sido remarcados sobre la foto). Escala 100 micras.

K.- Ejemplar LP2/9-35 (cáliz de *Soschkineophyllum? rodriguezi*). Se observa la relación entre microperforación y empalizada clástica externa, libre de microperforación. En el relleno de las mismas vemos esférulos más o menos nítidos coincidiendo con rellenos más o menos claros (los más claros están más recristalizados y allí los esférulos sólo son fantasmas). Escala 100 micras.

L.- Muralla externa de SAL-1 (*Pentaphyllum expansum*) mostrando una capa externa intensamente perforada. A favor de esta perforación se ha formado una corteza externa mineralizada (probablemente silicificada). En la parte superior observamos cemento turbio de primera generación en el hueco interseptal y un leve efecto sobre los septos de zig-zag presión. Escala, 0,5 mm.

M.- Aspecto del interior del cáliz de SSE/14'-8 (*Rotiphyllum costatum*). Se observa perforación externa contrapuesta a la formación de un cemento fibroso interno sobre la superficie de los septos. Este cemento es turbio y aparece en una región libre de matriz sedimentaria, por lo que es interpretado como un encostramiento temprano producido previamente al enterramiento. Escala 0,25 mm.

N.- Aspecto de deformaciones singenéticas y grandes perforaciones en el ejemplar SSE/15'-9 (*Ufimia cerezoi*). Las perforaciones tienen carácter mixto perforante-embedding, principalmente en relación con la colonia de michelinias adyacente. Escala 1 mm.

Ñ.- Aspecto de las empalizadas calcíticas (LP2/8-43, *Ufimia cerezoi*). Se observa que las empalizadas crecen sobre zonas septales rotas e incluso desde la misma matriz. La diferente tonalidad de la matriz en la zona del eje (más oscura) respecto a los interseptos (más clara y apelmazada) nos indica un proceso de recristalización incipiente relacionable con la formación de las empalizadas calcíticas. Escala 0,25 mm.

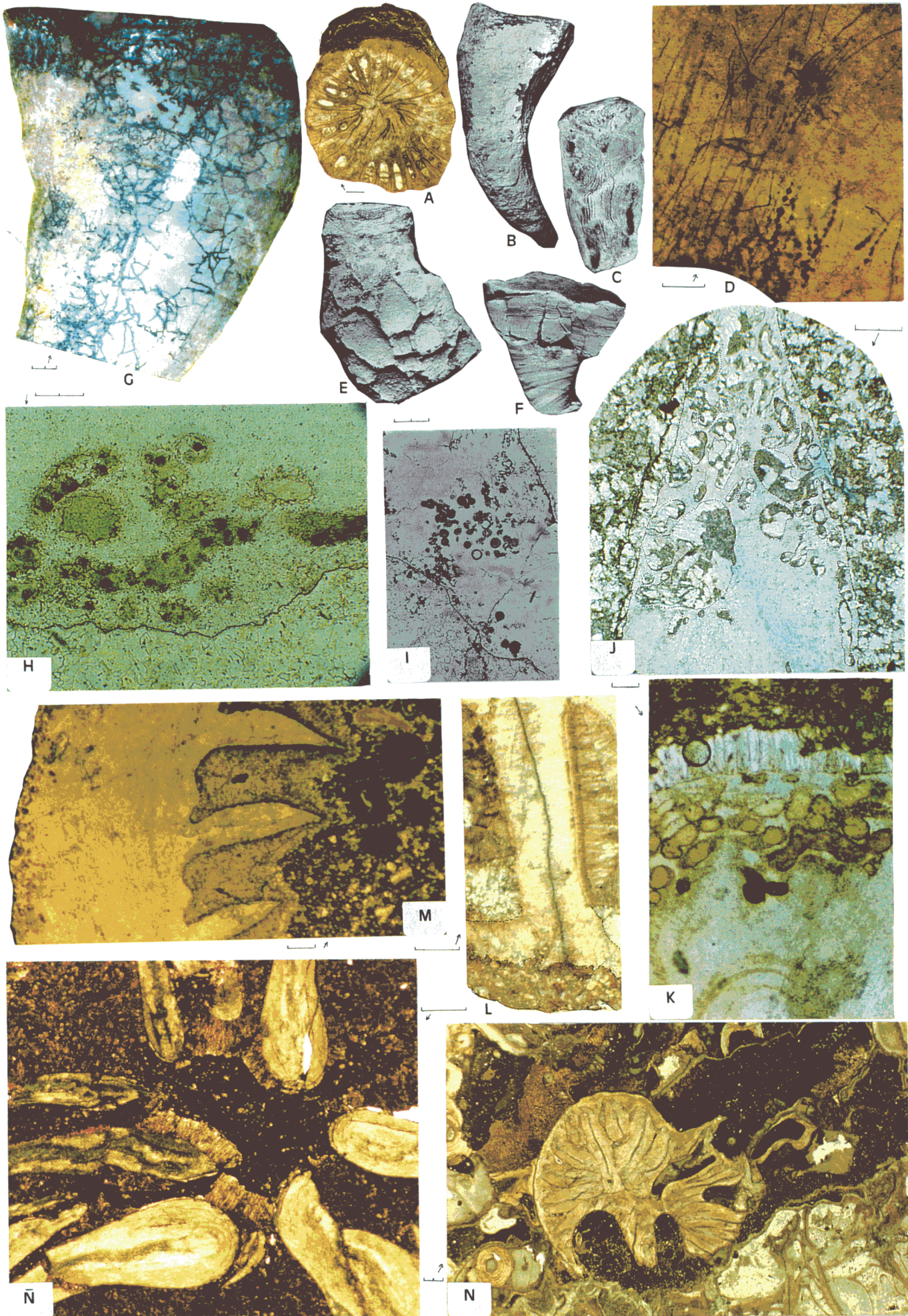


Lámina XXXV

Tafonomía II.

A.- Aspecto de detalle de una empalizada calcítica (SS/3A-2, *Maimonella variabilis*). Obsérvese los granos de cuarzo incluidos en la empalizada, idénticos a los que se observan en la matriz (toma realizada con los polarizadores semicruzados). Escala 20 micras.

B.- Aspecto de las empalizadas calcíticas en una zona rota (ejemplar LP2/8-104, *Ufimia cerezoï*). La fase que se desarrolla en la fractura no tiene textura fibrosa. La empalizada como tal sólo se desarrolla en superficies septales lisas (carácter epitaxial), aunque la fase de ambas texturas sea la misma. Obsérvese cómo las empalizadas se hacen más estrechas hacia las zonas desplazadas por la compresión. Escala 0,5 micras.

C.- Toma general de la alteración en el cáliz de LAI-49 (*Claviphyllum? sandoi*) en donde observamos manchas de sílice reemplazante (algunas de ellas con el núcleo totalmente transformado a megacuarzo) y las relaciones con las empalizadas calcíticas y con la compresión. Obsérvese también el eje de la deformación sufrida por la matriz y la ausencia en dicha zona de empalizadas. Escala, 1mm.

D.- Detalle de la fotografía anterior mostrando cómo la empalizada parece crecer sobre la mancha silícea y cómo esta parece impedir su crecimiento en una zona adyacente. Escala, 100 micras.

E.- Otro detalle de la zona central de C, en donde observamos cómo la empalizada debió seguir creciendo a la par que avanzaba el desplazamiento debido a la compresión. Escala 100 micras.

F.- Cáliz comprimido y parcialmente vacío de SSE/18-110 (*Ufimia cerezoï*). En este caso podemos concluir que el cáliz estaba parcialmente vacío porque existen partes esqueléticas en contacto directo por la compresión. Escala 1mm.

G.- Aspecto de una recristalización heterogénea en matriz fina (SSE/10-17, *Soschkineophyllum? rodriguezi*). Obsérvese que los cristallitos se asemejan a haces y que parecen estar relacionados con las empalizadas calcíticas. Escala 0,25 mm.

H.- Mosaico pseudoespartítico homogéneo formado por recristalización de la matriz (SSE/10-14, *Soschkineophyllum? rodriguezi*). Los bordes septales han sido remarcados sobre la foto. Escala 0,25 m.

I.- Recristalización heterogénea pseudoclástica en la matriz fina de SC/3-7 (*Claviphyllum? sandoi*). Obsérvese que la empalizada calcítica que se observa en uno de los septos ha sido también recristalizada. Los septos están además afectados por silicificación incipiente y por contaminación de materia orgánica debido a la recristalización de la matriz. Escala 0,25mm.

J.- Aspecto comparativo entre dos zonas, una de matriz con textura original (zona de matriz fina a la derecha y abajo) y otra con textura tras la recristalización (ejemplar SSE/10-11, *Rylstonia densa*), escala 0,5 mm.

K.- Recristalización de segunda generación alrededor de placas de crinoideos y en relación con las empalizadas calcíticas adyacentes (ejemplar SC/3-28, *Rylstonia? ambigua*). Esta recristalización acaba dando como producto final un recrecimiento sintaxial (obsérvese que la matriz es fina). Esta fase parece guardar relación con la recristalización heterogénea pseudoclástica. Escala, 0,5 mm.

L.- Fenómeno de coalescencia entre cristallitos lamelares de extinción óptica muy cercana (ejemplar LAI-95, *Cania griffithoides*). Obsérvese los contornos aún visibles de los cristallitos previos en el cristal único de neoformación. Escala 100 micras.

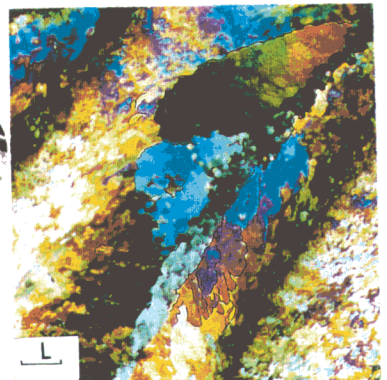
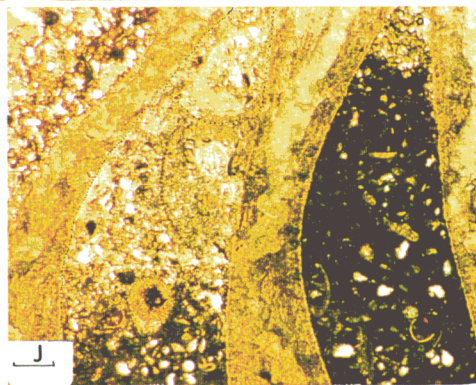
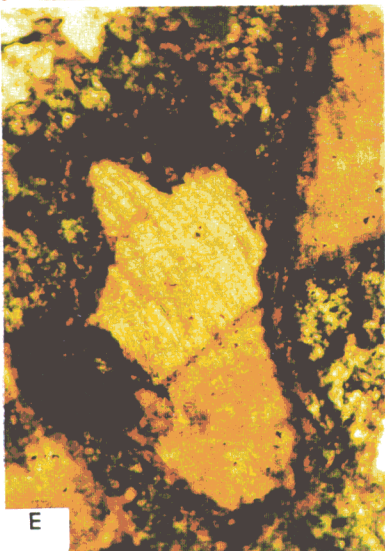
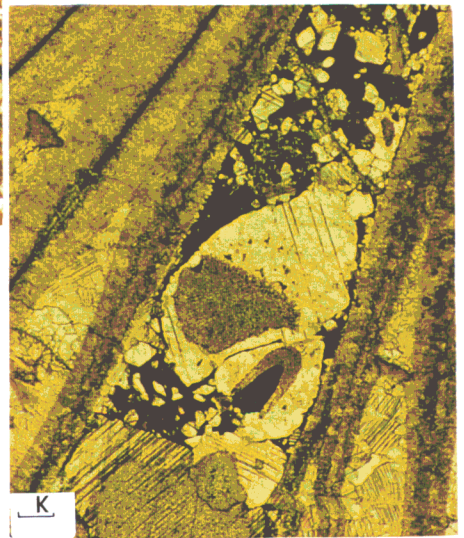
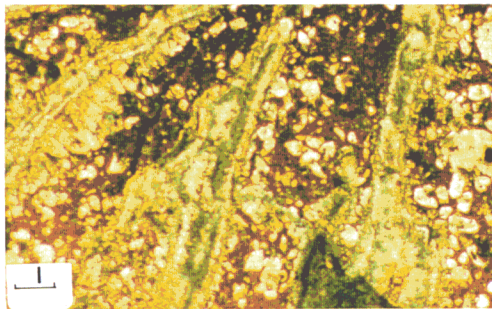
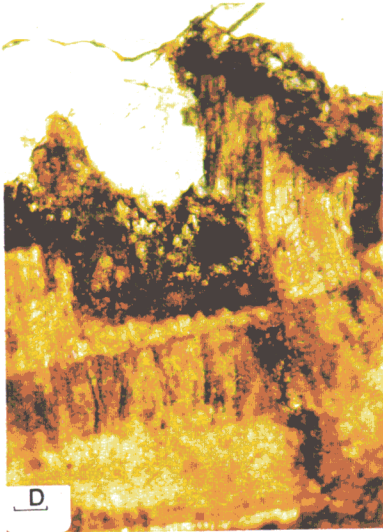
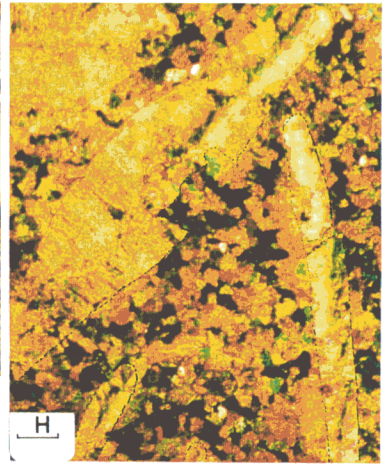
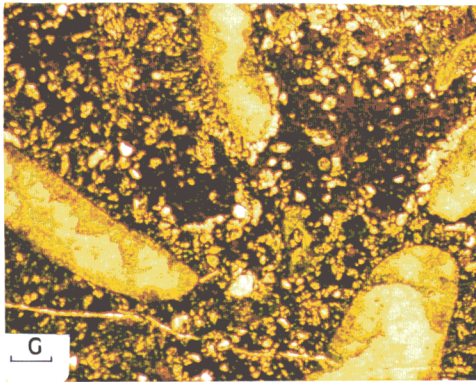
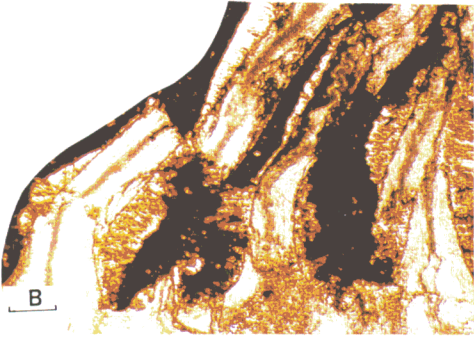
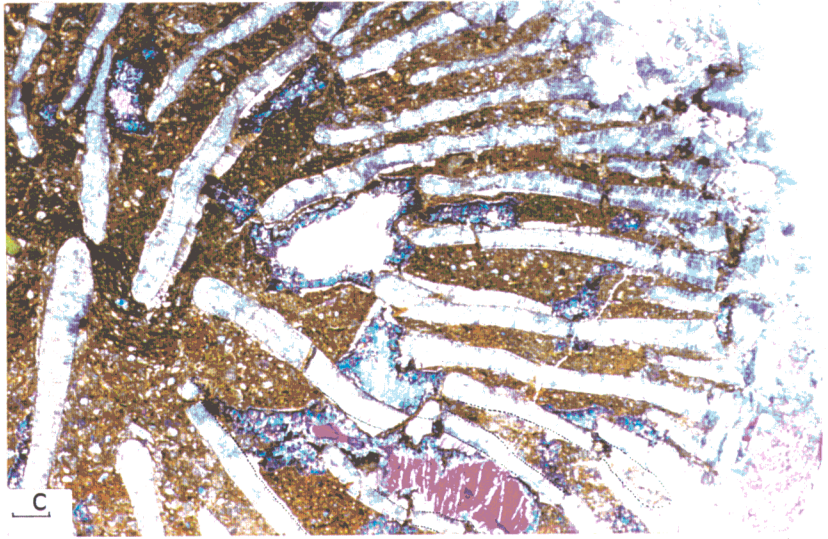
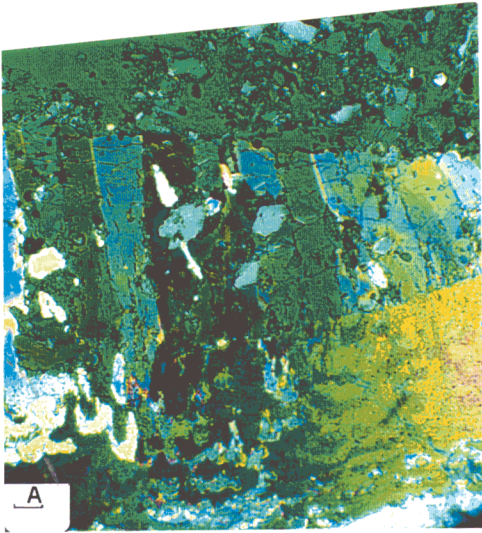


Lámina XXXVI

Tafonomía III.

A.- Aspecto en lámina convencional de la cizalla sobre las partes esqueléticas y los cementos (ejemplar SC/3-1, *Soschkineophyllum?* sp.). En este caso la cizalla o zig-zag presión afecta oblicuamente a la estructura evidenciando la diferencia entre la microestructura y los efectos sobreimpuestos de la cizalla. Escala 0,25 mm.

B.- Aspecto de la cizalla en LU sobre la muralla externa del ejemplar SC/3-4 (*Claviphyllum?* *sandoi*). La microestructura de dicha muralla es lamelar en zig-zag angular. La fotografía muestra la diferencia entre el fenómeno sobreimpuesto de zig-zag presión (reactivación de los planos de exfoliación de los cristales lamelares) y el zig-zag angular de la microestructura original.

C.- Aspecto del zig-zag presión sobre un septo fibronormal y su sello interseptal lamelar (LAI-49, *Claviphyllum?* *sandoi*). Obsérvese que la reactivación de los planos de exfoliación resalta el hecho de que la orientación de los mismos es idéntica en los cristales fibrosos que en los cristales lamelares, con lo que su orientación óptica debe ser también la misma. Escala, 50 micras.

D-1.- Toma general en corte transversal de la zona periférica del ejemplar SC/3-4 (*Claviphyllum?* *sandoi*). Se observan varios procesos y sus relaciones texturales. En la parte más externa observamos un intenso efecto de zig-zag presión que se amortigua lateralmente. La textura provocada por este proceso se ve afectada posteriormente por la formación de acículas de contorno rectangular. Finalmente una fase de silicificación tardía (que también afecta a los cementos de los huecos interseptales y la borde de las estructuras) cubre a las citadas acículas. Escala 100 micras.

D-2.- Detalle de acículas incipientes (mismo ejemplar aunque el corte está realizado tangencialmente). Se observa que en el interior de las acículas la microestructura prácticamente no ha cambiado (quizás un leve fenómeno de euhedralización), siendo visibles éstas debido a una anormal concentración de materia orgánica glomerular. El fenómeno de euhedralización continúa en dichos planos de sección acicular hasta dar finalmente cristales claros sin materia orgánica y una textura interna de cristales de mayor tamaño (ver fig. anterior). Escala, 20 micras.

E-1.- Aspecto general del cáliz de SSE/12-1 (*Ufimia* sp-1). En este cáliz se observan varios fenómenos diagenéticos, de los que los más notables son la recrystalización a un masaico de rombos turbios y el posterior e intenso desarrollo de recrystalización acicular. Escala 0,5 mm.

E-2 y E-3.- Dos tomas con y sin nódulos cruzados de una zona de la preparación anterior. Se observa la matriz previa a las acículas, formada por rombos hoy en día dedolomitizados. La recrystalización acicular afecta también a los componentes silíceos de la matriz. Obsérvese en la parte superior derecha de ambas figuras una zona de empalizada calcítica recrystalizada posteriormente (ha perdido su carácter fibroso). El ejemplar está además intensamente afectado por perforación en cuyo interior se desarrollan las mismas fases de recrystalización que en el exterior (en E-2 los contornos han sido remarcados sobre la foto). Escala 100 micras.

E-4.- Detalle de la recrystalización acicular en el mismo ejemplar anterior. Se observa la materia orgánica glomerular en el interior de las acículas correspondiente a las zonas de sílice. Se observa además rombos carcomidos por el avance de los planos aciculares. Escala 20 micras.

F.- Ejemplar LAI-34 en el que observamos la zona central del cáliz ocupada por matriz en cuyos bordes se desarrolla un anillo de silicificación reemplazante quizás relacionado con el organismo que provocó su desarrollo calicular anormal. Escala 1 mm.

G.- Aspecto en lámina delgada convencional de la dolomita barroca y las películas ferruginosas asociadas (ejemplar SSE/15-12, *Cania pinnata*). Obsérvese el desarrollo de los rombos con aspecto turbio y los opacos asociados. Escala 0,25 mm.

H.- Aspecto de un amasijo de placas de crinoides empotradas unas con otras como efecto de un fenómeno selectivo de disolución bajo presión. El amasijo aparece apelmazado contra la muralla externa del ejemplar SSE/14'-1, *Cania pinnata*. Obsérvese la matriz oolítica del nivel 14'. Escala 1 mm.

I.- Aspecto de las zonas microcristalinas de las manchas de sílice reemplazante (ejemplar LAI-49). Obsérvese las alineaciones de materia orgánica que conforman un entramado triangular. Muchas de dichas alineaciones (las más oscuras) penetran en el cristal de megacuarczo desarrollado en el núcleo. Alrededor de dichas alineaciones aparecen inclusiones carbonáticas. Escala 20 micras.

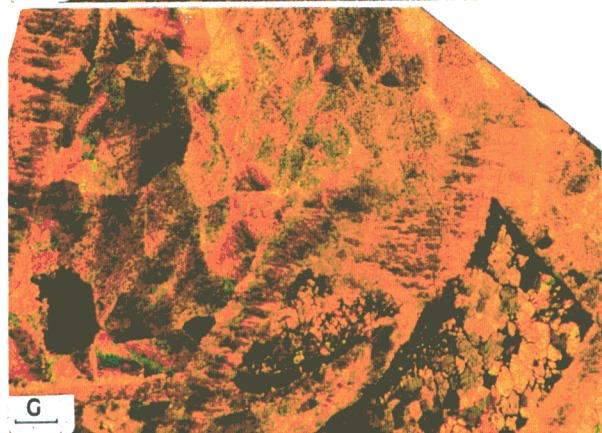
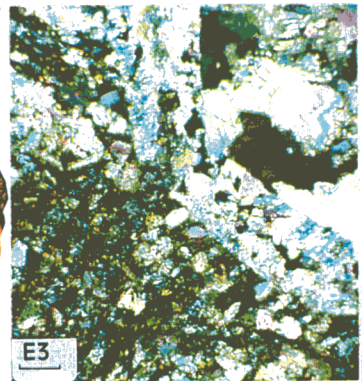
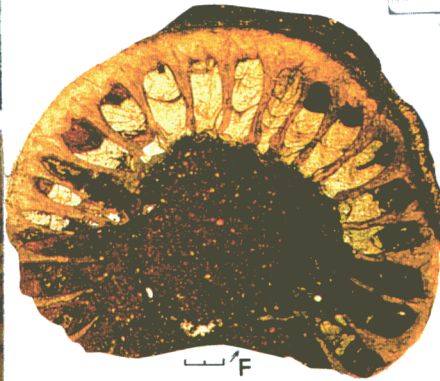
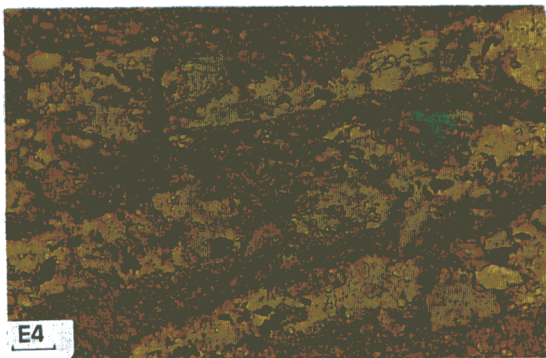
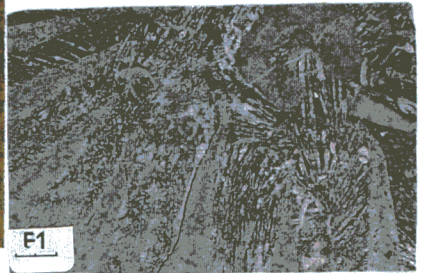
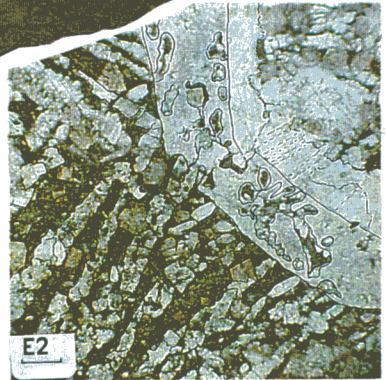
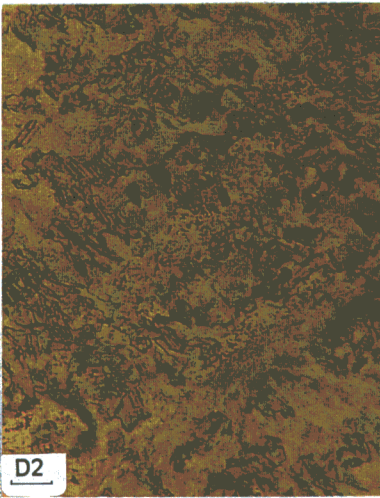
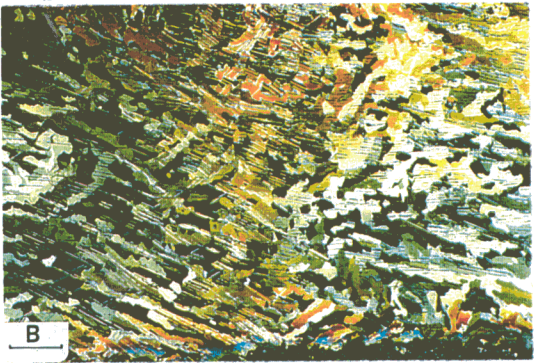
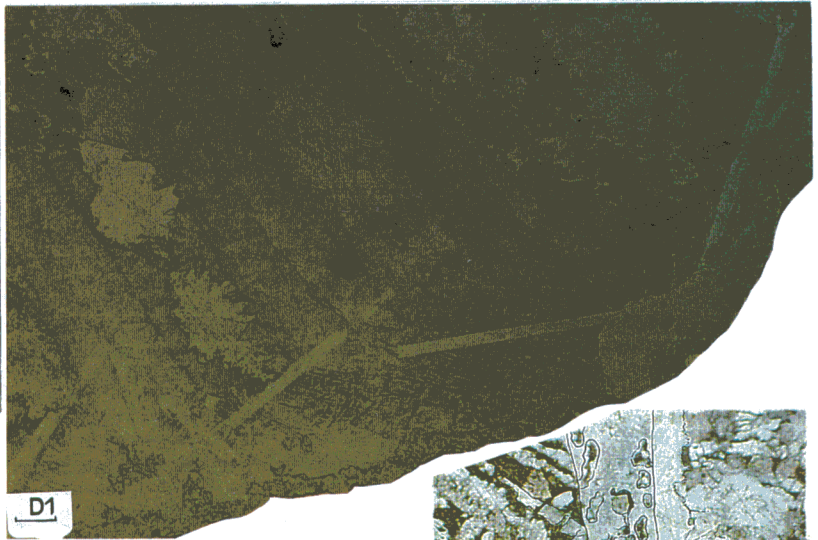


Lámina XXXVII

Tafonomía IV.

A.- Detalle de una acícula desarrollada en matriz de rombos (ejemplar SSE/10-1, *Convexiphyllum* sp.). Obsérvese las manchas silíceas dentro de las acículas. Una comparación con los granos de cuarzo de la matriz adyacente parecen indicar que dichas manchas silíceas amorfas corresponden a granos de cuarzo detrítico recristalizados en las acículas. Escala, 0,25 mm.

B.- Ejemplar reelaborado e intensamente afectado por perforación de distinto tipo (SSE/14"-9, *Rylstonia? ambigua*). Obsérvese la faceta erosiva de la zona inferior y cómo esta afecta al relleno sedimentario que tiene una textura marcadamente diferente a la matriz exterior. En varios de los huecos intraesqueléticos podemos observar el desarrollo de acículas finas silíceas. Escala 1 mm.

C.- Ejemplar LP2/9-44 mostrando la fase de cemento fibroso turbio y su desaparición en el lóculus superior, en donde sólo observamos fantasmas de los antiguos cristales (todo el lóculus superior aparece afectado por un efecto "caja" incipiente). Escala 0,25 mm.

D.- Mismo ejemplar mostrando el aspecto de la fase carbonática tabular y su incipiente sustitución por cristales de megacuarzo. Obsérvese el avanzado estado del efecto "caja" y la práctica desaparición de la fase fibrosa epitaxial. Escala 0,5 mm.

E.- Ejemplar LP1/7-9 (*Ufimia cerezoi*) Zona de recristalización direccional inducida por los esfuerzos de la presión externa. La zona de alteración no puede denominarse fractura ya que los elementos esqueléticos no llegan a romperse y separarse. Obsérvese cómo predominan los cristales calcíticos tabulares y cómo éstos dan paso a zonas de silicificación incipiente. Escala 0,5 mm.

F.- Ejemplar LAI-29 (*Soschkineophyllum rodriguezi*). Aspecto del mismo fenómeno descrito en la figura anterior. Obsérvese el aspecto acicular de las cristales de neoformación basados en la forma previa de los elementos microestructurales (euhedralización extrema). En la zona superior la recristalización comienza a ser reemplazada por megacuarzo. Escala 0,5 mm.

G.- Ejemplar LP2/9-40 (*Ufimia cerezoi*) obsérvese la sustitución casi total de las fases carbonáticas por megacuarzo tabular. Los bordes de dichos cristales muestran gran proloferación de relictos carbonáticos. Escala 0,5 mm.

H.- Silicificación intraesquelética en dominios circulares (SC/3-4, *Claviphyllum? sandoi*). Escala 0,25 mm.

I.- Desarrollo marcado de cemento epitaxial a partir de microelementos lamelares (ejemplar LAI-90, asociado a la especie *Maimonella lamellata*). Escala 100 micras.

J.- Conservación en molde interno y externo de un ejemplar del afloramiento de Rivera de Guadajira (unidad 7 de Los Santos). Obsérvese la película de óxidos limonitizados que recubre el molde interno de cáliz y también el hecho de que el hueco dejado tras la disolución de las partes carbonáticas no ha colapsado ni ha sido rellenado posteriormente. Escala 1 mm.

K.- Aspecto de cemento silíceo el interior de un hueco intraesquelético (ejemplar SSE/18-2, taxón indeterminado). Escala 0,25 mm.

L.- Aspecto de detalle de un cristal de megacuarzo con caras cristalinas formadas, en cuyo interior aún se observa la textura original (SSE/15'-9, sobre la colonia de michelinias asociada al ejemplar con esta sigla). Escala 50 micras.

M.- Aspecto de silicificación fibrosa y esferulítica en el relleno de SSE/18-80 (*Claviphyllum? sandoi*). Según se observa, dicha silicificación parece estar también precedida de un precursor calcítico. Escala 0,5 mm.

